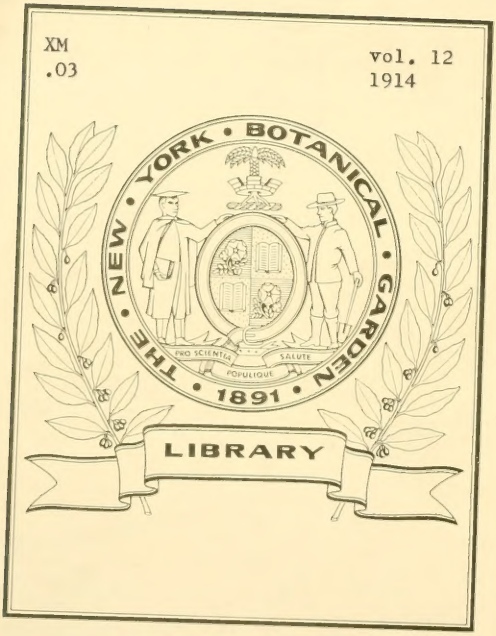
XM
.03

vol. 12
1914



ZEITSCHRIFT

FÜR

INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-

UND

VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), C. CORRENS (MÜNSTER), V. HAECKER (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), R. v. WETTSTEIN (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

XII. Band
1914

BERLIN
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
W 35 SCHÖNEBERGER UFER 12a
1914

Druck von E. Buchbinder (H. Duske), Neuruppin

Inhalt.

I. Abhandlungen.

Seite

Belling, J. The Mode of Inheritance of Semi-Sterility in the Offspring of Certain Hybrid Plants . . . . . 303—342

Castle, W. E. Size inheritance and the pure line theory . . . . . 225—237

— Variation and Selection; a Reply . . . . . 257—264

Davis, B. M. Genetical Studies on *Oenothera*. V. . . . . 169—205

Gerschler, M. W. Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontiden-Gattungen . . . . . 73—96

Jollos, V. Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen . . . . . 14—35

Kajanus, B. Zur Kritik des Mendelismus . . . . . 206—224

Lidforss, B. Resumé seiner Arbeiten über Rubus . . . . . 1—13

Nilsson-Ehle, H. Über einen als Hemmungsfaktor der Begrannung auftretenden Farbenfaktor beim Hafer . . . . . 36—55

Shull, G. H. Duplicate genes for capsule-form in *Bursa bursa-pastoris* . . 97—149

— Sex-limited inheritance in *Lychnis dioica* L. (mit Tafel 1 und 2) . . . 265—302

II. Kleinere Mitteilungen.

Internationaler Botanischer Kongreß London 1915 343

Internationaler Kongreß für Vererbungs- und Züchtungsforschung 343

Johannsen, W. Über das vererbungstheoretische Interesse der Chimären. Eine kleine Rechtfertigung 56

— Bemerkungen zu Sven Ekmans Arbeit über Artbildung . . . . . 56—57

Kajanus, B. Über die Vererbung der Blütenfarbe von *Lupinus mutabilis* Swt. 57—58

Lehmann, C. Bemerkungen zu der vorstehenden Entgegnung Lotsys . . 154—156

Lotsy, J. P. Meine Anschauungen über die Entwickelung des Deszendenzgedankens seit Darwin und den jetzigen Standpunkt der Frage, eine Entgegnung zu der daran von Prof. Dr. E. Lehmann geübten Kritik 150—154

III. Sammelreferat.

Schubert, R. Über die Fortschritte der phylogenetischen Forschung bei den Foraminiferen in den Jahren 1911—13 . . . . . 238—246

IV. Referate.

Agar, W. E. Transmission of environmental effects from parent to offspring in Simocephalus vetulus (Doncaster) 162

Baltzer, F. Über die Chromosomen der Tachea (Helix) hortensis, Tachea austriaca und der sogenannten einseitigen Bastarde T. hortensis × T. austriaca (Daiber) 63

Seite

Blaringhem, L. Le perfectionnement des plantes (Fruwirth) 164
Castle, W. E. Simplification of Mendelian formulae (East) 157
Danielson, Fl. und **Davenport, Ch.** The Hill Folk. report on a rural community of hereditary defectives (Crzellitzer) 249
Davis, B. M. Genetical Studies on Oenothera. IV. (Heribert-Nilsson) . . . 61
— Mutations in Oenothera biennis L.? (Heribert-Nilsson) 61
Doncaster, L. On an inherited tendency to produce purely female families in Abraxas grossulariata, and its relation to an abnormal chromosome number (Daiber) 66
Emerson, R. A. Simplified Mendelian formulae (East) 157
— and **East, E. M.** The inheritance of quantitative Characters in Maize (Kajanus) 166
Estabrook, A. H. und **Davenport, Ch. B.** The Nam Family a study in cacogenics (Crzellitzer) 251
Gates, R. R. Tetraploid Mutants and Chromosome Mechanisms (Heribert-Nilsson) 61
Goldschmidt, R. Einführung in die Vererbungswissenschaft in zweiundzwanzig Vorlesungen für Studierende, Ärzte, Züchter (Tischler) 71
Hansen, S. Om de Først Fødte Borns ringere Kvalitet (Crzellitzer) 256
Honing, J. A. Kruisingsproeven met Canna indica (Sirks) 248
Kajanus, B. Über die Vererbungsweise gewisser Merkmale der Beta- und Brassica-Rüben (Roemer) 165
Kammerer, P. Vererbung erzwungener Farbveränderungen. VI. Das Farbkleid des Feuersalamanders (Salamandra maculosa Laur.) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt (Jollos) 67
Klein, J. Über die sogenannte Mutation und die Veränderlichkeit des Gärvermögens bei Bakterien (Schiemann) 162
Kuttner, O. Über Vererbung und Regeneration angeborener Mißbildungen bei Cladoceren (Gruber) 167
Lundborg, H. Medizinisch-biologische Familienforschungen innerhalb eines 2232-köpfigen Bauerngeschlechtes in Schweden (Provinz Blekinge) (Crzellitzer) 253
Morgan, T. H. Factors and unit characters in Mendelian heredity (East) . . . 157
— Simplicity versus adequacy in Mendelian formulae (East) 157
— Heredity and sex (Shull) 159
Newman, H. H. Five Generations of congenital Stationary Night-blindness in an American family (Doncaster) 249
Oberholzer, E. Erbgang und Regeneration in einer Epileptikerfamilie (Crzellitzer) 255
Rivers, W. C. Consumption and Order of birth (Crzellitzer) 256
Standfuß, M. Einige Andeutungen bezüglich der Bedeutung, sowie über Verlauf und Ursachen der Herausgestaltung des sexuellen Färbungsdimorphismus bei den Lepidopteren (Daiber) 64
Tanaka, K. On certain characteristics of the Silk-worm which are apparently non-Mendelian (Federley) 247
— Maternal Inheritance and Mendelism (Federley) 247
Tanaka, Y. A study of Mendelian factors in the Silkworm, Bombyx Mori (Doncaster) 161
Vilmorin, Philippe de. Sur une race de blé nain infixable (Kajanus) 165
Vries, Hugo de. Gruppenweise Artbildung (Heribert-Nilsson) 59
Zederbauer, E. Zeitliche Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Pisum sativum (Roemer) 166

BAND XII HEFT I MÄRZ 1914

ZEITSCHRIFT

FÜR

INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-

UND

VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), C. CORRENS (MÜNSTER), V. HAECKER (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), R. v. WETTSTEIN (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

BERLIN
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
W 35 SCHÖNEBERGER UFER 12a
1914

Neuere Erscheinungen

Pflanzenmikrochemie. Ein Hilfsbuch beim mikrochemischen Studium pflanzlicher Objekte von **Dr. O. Tunmann.** Privatdozent an der Universität Bern. Mit 137 Textabbildungen. Gebunden 20 Mk.

Gruppenweise Artbildung von **Dr. Hugo de Vries.** Professor der Botanik in Amsterdam. Mit 22 farbigen Tafeln und 121 Textabbildungen. Gebunden 24 Mk.

Vorlesungen über landwirtschaftliche Bakteriologie von **Prof. Dr. F. Löhnis.** Mit 10 größtenteils farbigen Tafeln und 60 Textabbildungen. Geb. 17 Mk. 50 Pfg.

Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie von **Professor Dr. H. Klebahn.** Mit zahlreichen Textabbildungen. Gebunden 4 Mk. 80 Pfg.

Die Gerbstoffe. **Botanisch-chemische Monographie der Tannide** von **Dr. J. Dekker,** Direktor des Kolonial-Museums in Haarlem. Mit 3 Textabbildungen. Geb. 21 Mk. 50 Pfg.

Chemische Technologie der Gespinstfasern, **ihr Vorkommen, Gewinnung, Reindarstellung, Bleicherei, Färberei und Druckerei unter Berücksichtigung der Geschichte, Statistik und mechanischen Technologie** von **Dr. Karl Stirm,** Chemiker an der höheren Textilfachschule in Aachen. Mit 54 Abbildungen. Gebunden 13 Mk. 25 Pfg.

Die Alkaloide. Eine Monographie der natürlichen Basen von **Prof. Dr. E. Winterstein** und **Dr. G. Trier.** Geb. 12 Mk. 20 Pfg.

Über einfache Pflanzenbasen und ihre Beziehungen zum Aufbau der Eiweißstoffe und Lecithine von **Dr. Georg Trier.** Geh. 5 Mk. 60 Pfg.

Resumé seiner Arbeiten über Rubus.

Hinterlassenes Manuskript

von

Bengt Lidforss.

(Eingegangen am 14. November 1913.)

Mein schwedischer Kollege und Freund, Professor Bengt Lidforss, hatte mir — für die 2. Auflage der „Elemente der exakten Erblichkeitslehre" — ein Resumé seiner ausgedehnten hochinteressanten, nur teilweise publizierten Arbeiten über Rubus-Bastarde versprochen. Dieses Versprechen wurde leider — wegen Lidforss' ernstlicher Krankheit — nicht rechtzeitig erfüllt; nur mündliche Mitteilungen konnte ich benutzen. Am selben Tage, an dem das hier vorliegende Resumé mir zuging, ereilte der Tod den hochbegabten Forscher und Lehrer mitten in seiner Tätigkeit.

Durch die hier vorliegende Publikation des letzten Aufsatzes meines leider viel zu früh verstorbenen Freundes hoffe ich seinem Andenken sowie der Wissenschaft am besten zu dienen. Lidforss selbst hat auch an eine besondere Publikation des Resumés gedacht, falls es für mein Buch zu groß sein sollte.

Kopenhagen, Dezember 1913. **W. Johannsen.**

Von den Rubusarten besitzen die Brombeeren (Untergattung *Eubatus* Focke, Unterreihe *Moriferi* Focke) insofern eine ausgesprochene Neigung zur Bastardbildung, als auch zwischen Arten, die in morphologischer Beziehung tiefgehende Differenzen zeigen, fruchtbare Bastarde gebildet werden können. Bei künstlicher Kreuzbefruchtung erhält man indessen neben echten Bastarden fast regelmäßig falsche Bastarde, die der Mutterpflanze durchaus ähnlich sind und stets eine völlig konstante Nachkommenschaft liefern. Das quantitative Verhältnis zwischen echten und falschen Bastarden schwankt in konkreten Fällen, je nach der Verwandtschaft der beiden Stammeltern, innerhalb ziemlich weiter Grenzen. Sind die Eltern nahe verwandt, so erhält man gewöhnlich echte und falsche Bastarde in ungefähr gleicher Anzahl, so z. B. bei Kreuzungen zwischen *R. caesius* L. ♂ und Arten aus der Gruppe *Corylifolii*, wie *R. acuminatus* Lindeb. ♀,

R. divergens Neum. ♀, *R. dissimulans* Lindeb. ♀; ebenso verhalten sich die Kombinationen *R. plicatus* Wh. u. N. ♀ × *caesius* L. ♂, *R. polyanthemus* Lindeb. ♀ × *Bellardii* Wh. u. N. ♂, *R. polyanthemus* Lindeb. × *radula* Whe. ♂ usw. Durch wiederholte Befruchtung von *R. thyrsanthus* Focke mit Pollen von *R. caesius* L. ist neben Hunderten von falschen Bastarden nur einmal ein echter Bastard erhalten worden. Das nämliche gilt von der Kombination *R. affinis* Wh. u. N. ♀ mit *R. caesius* L. ♂ und von *R. Lindebergii* P. J. Müll. ♀ mit *R. Bellardii* Wh. α u. N. ♂. In einigen Fällen wurden bis jetzt, trotz öfters wiederholter Kreuzbefruchtungen, nur falsche Bastarde erhalten, so z. B. wenn *R. polyanthemus* Lindeb., *R. insularis* F. Aresch., *R. Lindebergii* P. J. Müll. mit Pollen von *R. caesius* L. befruchtet wurden; aus den reziproken Kreuzungen entstanden auch bis jetzt nur falsche Bastarde, die vom typischen *R. caesius* L. nicht zu unterscheiden waren. Eine Sonderstellung nimmt *R. tomentosus* Borkh. ein, insofern diese Art, mit Pollen von *R. vestitus* Wh. u. N. resp. von *R. polyanthemus* Lindeb. befruchtet, nur echte Bastarde geliefert hat, während aus den reziproken Kreuzungen nur einzelne echte (und eine Mehrzahl falscher) Bastarde hervorgingen.

Die falschen Bastarde stimmen, wie schon hervorgehoben, mit der Mutterpflanze vollkommen überein und lassen auch nicht den geringsten Einschlag von der Vaterpflanze wahrnehmen. Sie liefern immer eine durchaus einheitliche Nachkommenschaft ohne die geringste Spur von Spaltungserscheinungen. Da die echten (binären) Bastarde, wie im folgenden näher erörtert wird, in der F_2-Generation immer eine tiefgehende Spaltung aufweisen, so liegt die Annahme auf der Hand, daß die falschen Rubusbastarde nicht durch einen normalen Sexualakt, sondern entweder durch Pseudogamie im Sinne Fockes oder durch Merogonie (mit Zerstörung des männlichen Sexualkerns) entstanden sind. Die sichere Entscheidung dieser Frage, sofern sie auf cytologischem Gebiet angestrebt wurde, ist mir bis jetzt nicht gelungen, doch scheint ein normaler Befruchtungsakt in diesem Falle absolut ausgeschlossen.

Im Gegensatz zu den falschen Rubusbastarden zeigen die echten Bastarde dieser Gattung in F_2 immer weitgehende Spaltungen, die eine fast unbegrenzte Polymorphie der F_2-Generation bedingen. Die zurzeit durchgeführten Kreuzungen verteilen sich naturgemäß auf drei Gruppen, die am besten einzeln besprochen werden.

I. Kreuzungen zwischen *R. corylifolii*[1]) und *R. caesius* L.

Die F_1-Generation ist einförmig und hält in fast allen Eigenschaften (auch in bezug auf die Blütezeit) die Mitte zwischen den Stammeltern. Neue Eigenschaften treten nicht auf, wohl aber eine Verstärkung schon vorhandener und zwar besonders solcher, die sich auf die Bestachelung und die Behaarung beziehen. Die Bastarde sind vegetativ sehr kräftig, blühen reichlich und zeigen ausnahmslos eine im Vergleich mit den *Corylifolius*-Eltern wesentlich erhöhte Fertilität. Während der Pollen von *R. acuminatus* Lindeb., *R. divergens* Neum. und *R. dissimulans* Lindeb. regelmäßig 60—75 % taube Körner führt und auch der Pollen von *R. caesius* häufig einen gewissen, obwohl geringeren Prozentsatz untauglicher Körner aufweist, besteht der Pollen der betreffenden drei Bastarde (*Corylifolius form.* ♀ × *caesius* ♂) stets aus lauter normalen Körnern (100 %), die in künstlichen Nährlösungen sehr kräftige Schläuche treiben. Die Früchte sind demgemäß bei diesen Bastarden im allgemeinen sehr gut ausgebildet, so daß schon das Äußere dieser Pflanzen, die übrigens ganz den Eindruck heteracanther Corylifolien machen, von den gewöhnlichen Vertretern dieser Gruppe abweicht.

Die F_2-Generation zeigt eine überaus große Vielförmigkeit, die dadurch erhöht wird, daß unter Umständen neue, den Stammeltern fremde Eigenschaften auftreten. So finden sich unter den F_2-Pflanzen der drei oben genannten Kombinationen einzelne Individuen mit vorwiegend 7-zähligen Blättern, obwohl *R. caesius* immer 3-zählige und die betreffenden *R. corylifolii* regelmäßig 3—5-zählige Blätter besitzen. *Rubus caesius* und *R. acuminatus* blühen immer (auch an sehr schattigen Stellen) rein weiß, der F_1-Bastard ebenso, hingegen treten in F_2 Formen mit rotgefärbten Blüten auf und in allen Nuancen von Tiefrot bis zum schwächsten Blaßrot. Ebenso kommen unter den F_2-Pflanzen, obwohl

[1]) Die Gruppe der *R. corylifolii* umfaßt eine große Anzahl Formen von sehr variabelm Äußern, die aber sämtlich Mittelformen zwischen *R. caesius* L. und den schwarzfrüchtigen Nicht-Corylifolien darstellen und wahrscheinlich aus entsprechenden Kreuzungen hervorgegangen sind (Focke). Indessen finden sich unter den *R. corylifolii* manche Formen, die sich durch Samenbeständigkeit und große geographische Verbreitung als „gute" Arten dokumentieren, während andere Corylifolien sich in der Kultur durch ihre vielförmige Nachkommenschaft als Bastarde oder Bastardabkömmlinge entpuppen. Die für meine Kreuzungsversuche benutzten Formen gehören sämtlich der ersten Kategorie an. B. L.

in geringer Anzahl. Formen mit sehr schmalen, grünlichgelben Blättern vor, deren Fruchtbarkeit meistens in hohem Grade reduziert ist. Im übrigen findet in F_2 eine regelrechte Aufspaltung statt, so daß unter den betreffenden Individuen nicht zwei einander vollkommen ähnlich sind. Bestimmte Gruppen oder einfache Zahlenverhältnisse kommen dabei nicht zum Vorschein, hingegen lassen sich in bezug auf einzelne Eigenschaften, wie Bewehrung, Behaarung, Blattform, Blütenfarbe, Fertilität usw., kontinuierliche Reihen aufstellen, welche die äußersten Extreme (z. B. dichte, kräftige Bestachelung — fast völlige Wehrlosigkeit der Schößlinge) miteinander verbinden. Ebenso zeigt die Fertilität in F_2 alle Übergänge zwischen normaler Fruchtbarkeit und völliger Sterilität, was in Anbetracht der außergewöhnlichen Pollengüte und Fruchtbarkeit der F_1-Generation recht paradox anmutet. Die Sterilität kann bei den F_2-Pflanzen unter Umständen durch Versagen des weiblichen Sexualapparats bedingt sein, während der Pollen 30—40 % normale Körner enthält. Im allgemeinen, doch nicht immer, sind es die irgendwie extrem ausgebildeten Individuen, welche die größte Sterilität aufweisen.

Die aus einer bestimmten F_2-Pflanze durch Selbstbefruchtung hervorgegangenen F_3-Individuen sind, so weit die bisherigen Erfahrungen reichen, unter sich niemals vollkommen gleich, besitzen aber oft eine auffallende Neigung, den Typus der betreffenden F_2-Mutterpflanze beizubehalten, so daß in dieser Weise mehr oder weniger scharf umschriebene Gruppen zustande kommen können. So entstanden z. B. aus einer F_2-Pflanze mit 7-zähligen Blättern etwa 90 % Individuen mit dieser Blattform, wobei auch die Art der Bewehrung, die Form der Einzelblätter usw. nur innerhalb enger Grenzen variierte. Wie zu erwarten, verhalten sich verschiedene F_2-Individuen mit Rücksicht auf die Vielförmigkeit resp. relative Einheitlichkeit ihrer Nachkommenschaft oft recht verschieden.

Das Verhalten der F_1-Individuen konnte bis jetzt nur an der Nachkommenschaft eines wildwachsenden Bastards studiert werden. Es ergab sich eine auffallend gute Erhaltung des von der F_1-Pflanze sehr abweichenden F_2-Typus, aber noch keine völlige Konstanz. Immerhin würde ein solcher Bastardabkömmling, wenn er zufällig im Freien angetroffen und dann in der Kultur durch einige Generationen verfolgt werden würde, durchaus den Eindruck einer nach dem Schema von de Vries mutierenden Art machen.

Bastarde zwischen echten *R. corylifolii* und *R. caesius* sind im Freien keineswegs selten, in Anbetracht ihrer großen Fruchtbarkeit ist

es aber kaum zu verwundern, daß die Bastardnatur dieser Formen lange verkannt blieb. So wurde *R. acuminatus* × *caesius* schon vor 30 Jahren von Lindeberg als Art unter dem Namen *R. acutus*, *R. divergens* × *caesius* (im Jahre 1899) von mir als *R. progenerans*[1]) beschrieben. Bastardabkömmlinge von *R. acuminatus* × *caesius* mit 7-zähligen Blättern werden von den Floristen gewöhnlich zu *R. pruinosus* Arch. geführt, wobei öfters irrtümlicherweise ein Einschlag von *R. idaeus* vorausgesetzt wird.

II. Kreuzungen zwischen schwarzfrüchtigen Nicht-*Corylifolii* (♀) und *R. caesius* L. (♂).

Als Typus dieser Kombination mag *R. plicatus* Wh. u. N. ♀ × *caesius* L. ♂ vorgeführt werden. Die F_1-Generation ist vielförmig, so daß nicht zwei Individuen einander ganz ähnlich sind; im allgemeinen halten jedoch die F_1-Pflanzen die Mitte zwischen den beiden Stammeltern, und zwar auch in bezug auf physiologische Eigenschaften, wie Blütezeit, Geotropismus usw. (*R. plicatus:* Schößlinge aufrecht, negativ-geotropisch, *R caesius:* kriechend, transversal-geotropisch, der Bastardschößling erst bogig, später mit liegender Spitze). Die Fertilität ist durchgängig stark herabgesetzt; einige Individuen bringen es überhaupt nicht zur floralen Knospenbildung, andere bilden Blütenknospen, die aber niemals aufblühen, wieder andere erzeugen normal aussehende Blüten, in denen — allerdings selten — vereinzelte Steinfrüchtchen mit keimfähigen Samen ausgebildet werden.

In der F_2-Generation herrscht eine große Polymorphie, die wahrscheinlich in erster Linie auf typischer Mendelspaltung beruht, doch sind die Verhältnisse hier zu kompliziert, um genauer analysiert werden zu können. Bemerkenswert ist das Auftreten von ganz aufrechten und ganz kriechenden F_2-Pflanzen, also eine Aufspaltung des Klinogeotropismus in negativen und Diageotropismus.

Die Bastarde dieser Gruppe zeigen auffallende Relationen zu längst bekannten wildwachsenden Arten aus der Gruppe *Corylifolii*. So ist

[1]) Progenerans = erzeugend. Die Fähigkeit dieser Pflanze, neue Formen zu erzeugen, war mir schon in den 80er Jahren bekannt. Doch konnte ich mich damals nicht entschließen, einen Brombeerstrauch, der regelmäßig 100 % guten Pollen hervorbrachte, als Bastard zu betrachten. Erst als sich herausstellte, daß künstlich gemachte *R. divergens* ♀ × *caesius* ♂-Individuen mit *R. progenerans* völlig übereinstimmten und auch durchgängig 100 % guten Pollen hervorbrachten, klärte sich die Sache mit einem Schlage auf.

die F_1-Pflanze von *R. thyrsanthus* ♀ × *caesius* ♂ kaum vom typischen *R. Wahlbergii* Asch. zu unterscheiden; von den F_2-Pflanzen dieser Generation erinnern einige lebhaft an den echten *R. pruinosus* Asch., andere an *R. acuminatus* Lindeb., wieder andere an *R. Wahlbergii* Asch. Von den verschiedenen F_1-Pflanzen der Kombination *R. plicatus* ♀ × *caesius* ♂ zeigen die meisten eine auffallende Ähnlichkeit mit Formen des *R. dissimulans* Lindeb., von welchem mehrere wildwachsende Varietäten beschrieben sind. Die Kombination *R. affinis* ♀ × *caesius* ♂ (F_1-Pflanze) würde von einem trainierten Rubuskenner wahrscheinlich als eine abweichende Form des *R. Wahlbergii* bestimmt werden.

III. Bastarde zwischen schwarzfrüchtigen Nicht-*Corylifolii*.

Die F_1-Generation dieser Kategorie zeigt immer eine weitgehende Vielförmigkeit, so daß ein Beet derartiger F_1-Pflanzen durchaus den Eindruck einer aufspaltenden F_2-Generation hervorbringt. Dies wurde für folgende Kombinationen konstatiert: *R. tomentosus* Borkh. ♀ × *polyanthemus* Lindeb. ♂ und rezipr. Konj., *R. polyanthemus* Lindeb. ♀ × *insularis* F. Aresch. ♂, *R. polyanthemus* Lindeb. ♀ × *radula* Wh. u. N. ♂, *R. polyanthemus* Lindeb. ♀ × *Bellardii* Wh. u. N. ♂, *R. tomentosus* Borkh. ♀ × *plicatus* Wh. u. N. ♂, *R. tomentosus* Borkh. ♀ × *affinis* Wh. u. N. ♂, *R. tomentosus* Borkh. ♀ × *vestitus* Wh. u. N. ♂. Die Ähnlichkeit mit einer F_2-Generation wird noch dadurch erhöht, daß nicht selten den Stammeltern fremde Eigenschaften zum Vorschein kommen und überhaupt recht fremdartige Typen auftreten (dickblätterige Gigastypen mit stark gedrungener Gestalt, zierliche reichblühende Nanellatypen usw.).

Im allgemeinen zeichnen sich die durch Kreuzung von schwarzfrüchtigen Nicht-*Corylifolii* entstandenen F_1-Pflanzen durch eine überraschend gute Fertilität aus, und zwar auch dann, wenn die Stammeltern einander sehr unähnlich sind. So besitzt z. B. *R. plicatus* Wh. u. N. aufrechte, fünfeckige, unbehaarte, mit kräftigen, gleichförmigen Stacheln besetzte Schößlinge und 5-zählige Blätter, *R. Bellardii* Wh. u. N. dagegen kriechende, runde, mit weichen, ungleichen Stacheln, Drüsenborsten und Stieldrüsen bekleidete Schößlinge und konstant 3-zählige Blätter; die beiden Arten sind einander äußerlich so unähnlich, daß man von vornherein kaum an die Möglichkeit einer Kreuzung glauben möchte, doch gelingt eine solche relativ leicht, und — das

Merkwürdigste von allem — die erhaltenen F_1-Pflanzen besitzen ebenso gut entwickelten Pollen und ebenso reichlichen Fruchtansatz wie die beiden, übrigens sehr gut fruchtenden Stammeltern. Ähnlich verhalten sich mit Rücksicht auf die Fruchtbarkeit folgende Kombinationen: *R. polyanthemus* ♀ × *radula* ♂, *R. polyanthemus* ♀ × *Bellardii* ♂, *R. polyanthemus* ♀ × *insularis* ♂, *R. insularis* ♀ × *affinis* ♂. Eine sehr wechselnde Fertilität zeigen die F_1-Pflanzen der Kombination *R. tomentosus* ♀ × *polyanthemus* ♂.

Die F_2-Generation ist auch bei diesen Kombinationen überaus vielförmig: so finden sich unter etwa 300 F_2-Individuen aus der Verbindung *R. polyanthemus* ♀ × *Bellardii* ♂ nicht zwei, die einander ganz ähnlich wären. Daß ein Herausmendeln der reinen Stammeltern unter solchen Umständen nicht beobachtet wurde, ist ja wenig befremdend. Die Fertilität der F_2-Pflanzen wechselt innerhalb weiter Grenzen, und zwar treten auch unter der Nachkommenschaft einer optimal fruchtenden F_1-Pflanze völlig sterile Individuen auf.

Auch unter den zu dieser Gruppe gehörenden Bastarden zeigen manche eine deutliche Annäherung an gewisse wildwachsende, schon lange bekannte Arten. So erinnert eine F_1-Pflanze von *R. polyanthemus* ♀ × *Bellardii* ♂ lebhaft an *R. thyrsiflora* Wh. u. N., eine F_2-Pflanze der nämlichen Kombination ähnelt stark *R. Schleicheri* Wh., *R. tomentosus* ♀ × *affinis* ♂ (F_1) einer *villicaulis*-Form. Die alte Angabe von Focke, daß der Bastard *R. vestitus* × *tomentosus* dem *R. macrophyllus* Wh. u. N. var. *hypoleucus* Focke sehr ähnlich sieht[1]), hat sich in meinen Versuchen durchaus bestätigt, doch treten schon in der F_1-Generation auch andere weniger *hypoleucus*-ähnliche Formen auf.

In bezug auf die F_3- und F_4-Generationen dieser Gruppe verfüge ich noch nicht über wissenschaftlich verwertbare Erfahrungen. Doch wird man schwerlich die Annahme abweisen können, daß auch innerhalb dieser Bastardgruppe gewisse Linien im Laufe der Generationen eine erhebliche Konstanz erlangen können und daß in dieser Weise ein großer, wahrscheinlich der größte Teil der jetzigen Brombeerflora entstanden ist. Schon die Tatsache, daß die F_1-Generation der Kreuzungen zwischen wildwachsenden Rubusarten von erster und zweiter Wertstufe der Systematiker[2]) gewöhnlich eine sehr große Vielförmigkeit aufzeigt, spricht ja dafür, daß die betreffenden „guten" Arten Heterozygoten sind, was wohl in den meisten Fällen mit einer in früheren Generationen

[1]) Focke, Synopsis Rub. Germ., S. 218.

[2]) Focke z. B. unterscheidet bei den Brombeeren sechs verschiedene Wertstufen der Arten.

stattgefundenen Artkreuzung zusammenhängen dürfte. Auf die Bedeutung der Bastardierung für die Entstehung neuer Rubusarten („Blendarten") hat übrigens schon in den 70er Jahren Focke mit großem Nachdruck hingewiesen.

In diesem Zusammenhange mag auch eine physiologische Eigentümlichkeit, die nicht selten an den Blättern sowohl der F_1-Individuen wie auch der folgenden Generationen auftritt, kurz erwähnt sein. Es handelt sich um scharf umschriebene, allmählich sich vergrößernde Flecke, welche einen grünlichgelben Farbenton besitzen, so daß man in erster Linie an eine Chlorophyllkrankheit denken möchte. Bei Vornahme der Jodprobe zeigt es sich aber, daß eben diese helleren Partien sehr stärkereich sind, und zwar auch in den frühen Morgenstunden, wenn die normalen Blatteile durch die nächtliche Stärkeauswanderung fast stärkefrei geworden sind. Allem Anschein nach handelt es sich hier um eine Beschädigung der diastatischen Fermente, welche ihrerseits möglicherweise auf einer intrazellularen Giftwirkung der artfremden Plasmamassen aufeinander beruhen könnte.

Tripelbastarde.

Solche Bastarde sind nach drei verschiedenen Schemata erhalten worden:

1. A ♀ × (B ♀ × C ♂) ♂,
2. (B ♀ × C ♂) ♀ × A ♂,
3. (A ♀ × B ♂) ♀ × (C ♀ × B ♂) ♂.

1. Nach dem ersten Schema wurde versucht *R. affinis* Wh. u. N., *R. insularis* F. Aresch. und *R. polyanthemus* Lindeb. mit Pollen von *R. acuminatus* ♀ × *caesius* ♂ (100 % taugliche Körner) zu befruchten. Es entstanden im allgemeinen nur falsche Bastarde, die der Mutterpflanze durchaus ähnlich waren, und eine völlig konstante Nachkommenschaft erzeugten. Nur aus der Kombination *R. affinis* ♀ × (*acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) wurden neben zahlreichen falschen Bastarden zwei Individuen erhalten, die offenbar echte Bastarde sind, aber trotz ihres erheblichen Alters — die Kreuzung geschah im Jahre 1902 — infolge allgemeiner Schwäche noch nicht geblüht haben.

2. Ganz anders verhält sich die reziproke Kreuzung, die stets mit denselben Individuen wie die vorige ausgeführt wurde. In diesem Falle wurden lauter echte Bastarde erhalten, die stets eine große Ähnlichkeit mit den männlichen Eltern zeigen, dabei aber einen deutlichen Einschlag von der hybriden Mutterpflanze zur Schau tragen.

Falsche Bastarde scheinen auf diesem Wege überhaupt nicht gebildet zu werden, dagegen gelingt es in dieser Weise, Arten miteinander zu kombinieren, die sonst bei direkter Kreuzung unter sich nur falsche Bastarde geben. So wurden in dieser Weise z. B. folgende Kombinationen erhalten: *R. (acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) ♀ × *polyanthemus* ♂, *(R. acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) ♀ × *insularis* ♂, *R. (acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) ♀ × *pyramidalis* ♂, *R. (acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) ♀ × *suberectus* ♂ usw.

In allen diesen Kombinationen tritt der dominierende Einfluß der Pollenpflanze, besonders in bezug auf Bestachelung, Bewehrung, Blattform, Blütenfarbe usw., sehr deutlich zutage. Immerhin zeigen die aus einer und derselben Kreuzung hervorgegangenen Individuen unter sich bisweilen recht erhebliche Differenzen, auch treten unter Umständen neue Eigenschaften auf, die bei den drei Stammeltern nie zum Vorschein kommen, z. B. tiefrote Blütenfarbe bei einem Individuum von der Kombination *R. (acuminatus* ♀ × *caesius* ♂) ♀ × *suberectus* ♂. Im allgemeinen sind die Tripelbastarde von diesem Typus vegetativ sehr kräftig, die Fruchtbarkeit zeigt aber alle Zwischenstufen vom optimalen Standard bis zur völligen Sterilität. Die Nachkommenschaft ist entweder vielförmig, oder aber sie zeigt eine ausgeprägte Einheitlichkeit, die einen sehr befremdenden Eindruck macht und den Verdacht erweckt, es handele sich hier vielleicht um eine Merogonie mit Erhaltung des männlichen (artreinen) und Zerstörung des weiblichen (Bastard-) Kerns.

Unter den Tripelbastarden von diesem Typus finden sich Formen, die auffallende Beziehungen zu gewissen wildwachsenden Formen zeigen. So stimmt ein Individuum aus der Kombination *R. (acuminatus* ♀ *caesius* ♂) ♀ × *insularis* ♂ vollkommen mit dem in Deutschland und südlichen Skandinavien verbreiteten *R. orthostachys* G. Braun *(R. Mortensenii* F. u. G.*)*, ein Individuum der Verbindung *R. (acuminatus* ♀ *caesius* ♂) ♀ × *suberectus* ♂ ähnelt sehr dem eigentümlichen *R. Lagerbergii* Lindeb. Wahrscheinlich sind manche wildwachsende Brombeerarten in dieser Weise entstanden.

Mutationen wildwachsender Rubusarten.

Bei Aussaat von Samen aus geselbsteten Blüten haben die meisten darauf geprüften Brombeerarten eine Anzahl abweichender Formen erzeugt, welche in den untersuchten Fällen ihren neuen Typus auf die Nachkommenschaft unverändert übertragen haben. Solche erbliche Neuheiten wurden bis jetzt bei folgenden Arten konstatiert: *R. suberectus*

Anders. *R. plicatus* Wh. u. N., *R. polyanthemus* Lindeb., *R. villicaulis* Koehl. var. *parvulus* Hülsen, *R. Lindebergii* P. J. Müll., *R. insularis* F. Aresch., *R. vestitus* Wh. u. N., *R. radula* Wh., *R. thyrsiflorus* Wh. u. N., *R. Bellardii* Wh. u. N., *R. tiliaceus* Lge.

Es handelt sich, wie jeder Brombeerkenner sofort ersieht, in diesen Fällen vorwiegend um altbekannte Arten erster oder zweiter Wertstufe, die auch meistens eine große geographische Verbreitung besitzen. Als typisches Beispiel soll hier nur *R. polyanthemus* Lindeb. und seine Mutanten kurz geschildert werden. Diese Art — nebenbei bemerkt, wohl die stattlichste Brombeerform Skandinaviens, weshalb sie auch von Neumann als *R. pulcherrimus* beschrieben wurde — ist sehr verbreitet in England und Irland, kommt außerdem in Westdeutschland und an mehreren Orten in Dänemark vor, auf der skandinavischen Halbinsel aber nur in Schonen, und zwar an der Südseite von Kullaberg, wo die Art stellenweise recht üppig auftritt. Als Versuchspflanze hat vorwiegend ein einziger, aus Samen von Kullaberg erzogener, durchaus typischer Strauch gedient; ganz ähnliche Resultate lieferten aber auch Versuche, die mit kontrolliertem Samen anderer Herkunft ausgeführt wurden.

Bei Aussaat einer genügenden Anzahl *Polyanthemus*-Samen erhält man neben einer Mehrzahl typischer Pflanzen stets abweichende Formen, deren Anzahl zwischen 1—15 % wechseln kann. Die abweichenden Formen sind in vielen Fällen schon als Keimpflänzchen kenntlich und machen im ausgewachsenen Zustande bisweilen der Mutterart gegenüber durchaus den Eindruck neuentstandener, selbständiger Arten, während sie in anderen Fällen vom systematischen Gesichtspunkte aus als Varietäten oder Subvarietäten zu bezeichnen wären. Von den extrem ausgebildeten Neuheiten erinnert eine Pflanze, die übrigens durch den großen Anthocyangehalt sämtlicher vegetativer Teile ausgezeichnet ist, auffallend an *R. affinis* Wh. u. N., ein anderes Individuum durch die weißfilzigen Blattunterseiten an *R. tomentosus* Brokh. oder viel mehr an einige F_1-Individuen aus der Kombination *R. tomentosus* ♀ × *polyanthemus* ♂, ein drittes Individuum macht durch seine derbe Dickblätterigkeit und die robuste, gedrungene Gestalt sowie größere Samen den Eindruck einer Gigasform, ein viertes Exemplar dokumentiert sich durch niedrigen Wuchs und kleine, zierliche Blätter als eine Nanellaform, ein fünftes macht durch das tiefgrüne Laub, den pyramidalen, in seiner ganzen Länge durchblätterten Blütenstand und die tiefroten Blüten einen ganz fremdartigen Eindruck. Mit demselben Rechte wie de Vries von seinen *Oenothera*-Mutationen kann man auch in bezug auf diese

Rubus-Aberranten den Satz aufstellen: die Abänderungen umfassen alle Organe und gehen in allen Richtungen.

Mit Rücksicht auf die Befähigung der neuen Typen, sich im Leben zu erhalten, findet eine große Variation statt. Einige von den neu entstandenen Formen, so z. B. die soeben erwähnten *affinis*- und *tomentosus*-ähnlichen Neubildungen, scheinen in dieser Hinsicht der Mutterart durchaus ebenbürtig zu sein: sie sind vegetativ sehr kräftig, erzeugen eine große Anzahl auffallend gut keimfähiger Samen und sind gegen Kälte und Schmarotzer ebenso widerstandsfähig wie der typische *R. polyanthemus*. In anderen Fällen machen sich dagegen gewisse konstitutionelle Störungen geltend. So zeigt z. B. die oben erwähnte Form, die sich u. a. durch tiefrote Blüten (*R. polyanthemus* hat weiße oder blaßrote Blüten) und durchblätterten Blütenstand auszeichnet, die Eigenheit, daß manche von den dicken, aber auffallend leicht zerbrechlichen Schößlingen schon im ersten Lebensjahre direkt zu Blütenzweigen umgebildet werden; sowohl diese Blüten wie die an normalen Blütenzweigen gebildeten sind fast gänzlich steril. Neben Störungen in der Sexualsphäre kommen bei den Neubildungen auch andere Unregelmäßigkeiten vor: so finden sich an den Blättern oft dieselben krankhaften Erscheinungen, die bei manchen Bastarden dieser Gattung auftreten und mit einer Beschädigung der diastatischen Fermente zusammenhängen[1]). Unter Umständen gehen die konstitutionellen Störungen so weit, daß die Pflanzen auf einem Zwergstadium verharren und niemals Blüten produzieren. Solche verkommene Typen entsprechen offenbar dem, was de Vries mit einem wenig glücklichen Namen „Artanfänge“ genannt hat.

Auch in solchen Fällen, wo die inneren Störungen nicht so weit gehen, daß die Blütenbildung unterdrückt wird, sind die aberranten Formen im Vergleich mit der kräftigen Mutterart öfters auffallend schwach und trägwüchsig, so daß sie im Freien von den typischen Formen leicht überholt und verdrängt[2]) werden dürften. Die scheinbare Konstanz mancher „guter“ Brombeerarten im Freien kommt sicher zum guten

[1]) Interessant ist, daß Heribert Nilsson ganz ähnliche Verhältnisse (Verlangsamung der Stärkeauflösung resp. der Stärkewanderung und dadurch herabgesetzte Kohlenstoffassimilation) bei gewissen Linien und Mutanten von *Oenothera Lamarckiana* festgestellt hat. Vergl. Heribert Nilsson, Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1912, Bd. VIII, S. 106 f.

[2]) Letzteres geschieht fast regelmäßig in Topfkulturen, wenn 20—50 Keimpflanzen zusammenwachsen und nicht rechtzeitig ausgepflanzt werden.

Teil in dieser Weise zustande. Begünstigend wirkt hier auch der Umstand, daß die neu entstandenen Typen im allgemeinen erheblich kälteempfindlicher sind als die Mutterart, was wohl in erster Linie durch Ernährungsstörungen bedingt wird.

Die neuentstandenen Typen zeigen, soweit sie bis jetzt darauf geprüft wurden, insofern eine ausgeprägte Konstanz, als ein Rückschlag auf die Mutterart bis jetzt nicht beobachtet wurde, der neue Typus hingegen mit einer auffallenden Zähigkeit festgehalten wird, und zwar auch bei solchen Individuen, die nicht ganz mit der in erster Hand entstandenen Neubildung übereinstimmen. Derartige Abweichungen sind indessen ziemlich selten, im allgemeinen macht die Nachkommenschaft eines neu entstandenen Typus entschieden einen einheitlicheren Eindruck als diejenige der Mutterart *(R. polyanthemus)*. Auch in dieser Beziehung herrscht also eine auffallende Übereinstimmung zwischen *Rubus polyanthemus* und *Oenothera Lamarckiana* mit ihren resp. Mutationen.

Von den übrigen Brombeerarten, die aus durch kontrollierte Selbstbefruchtung erhaltenen Samen erbliche Neuheiten erzeugt haben, gilt prinzipiell dasselbe, das soeben für *R. polyanthemus* dargelegt wurde. Bemerkenswert ist das Auftreten analoger Formen ganz verschiedener Herkunft, z. B. Gigasformen aus *R. insularis*, *R. radula* und *R. tiliaceus*. Von biologischem Interesse ist u. a. der Umstand, daß ein neuer, aus *R. villicaulis* Koehl. var. *parvulus* Hülsen entstandener Typus, der drei Wochen früher als die Mutterart blüht, diese Eigenschaft durch drei Generationen erhalten hat.

In zwei früheren Abhandlungen[1]), die trotz einer gewissen Ausführlichkeit doch nur den Charakter vorläufiger Mitteilungen haben sollten und deshalb nur in schwedischer Sprache veröffentlicht wurden, habe ich die Ansicht vertreten, daß die soeben abgehandelten Neubildungen Mutationen im Sinne von de Vries darstellten. In der Tat ist ja die Übereinstimmung zwischen diesen sprungweise entstandenen, erblichen Rubusformen und den Mutationen von *Oenothera Lamarckiana* ohne weiteres einleuchtend, und insofern ist die Gleichstellung beider Formserien ohne Zweifel berechtigt. Hingegen ist es nach den im vorigen mitgeteilten Erfahrungen ohne weiteres klar, daß die neu entstandenen Rubusformen schwerlich als Belege für einen Mutationsprozeß

[1]) Lidforss, B., Studier öfver Artbildningen inom släktet Rubus I. u. II. Arkiv för Botanik **4** (1905) u. **6** (1907).

im Sinne von de Vries verwertet werden können. Denn wenn auch bei der Entstehung neuer Rubusformen manches vorkommen mag, was sich vielleicht nicht ohne weiteres in den Rahmen der mendelistischen Spaltungsgesetze einzwängen läßt, so erscheint es andererseits höchst wahrscheinlich, daß die früher als echte Mutationen aufgefaßten Neubildungen eher Nachwirkungen einer einmal stattgefundenen Kreuzung darstellen. Für diese Auffassung spricht einerseits der Umstand, daß diejenigen Rubusarten, welche neue Typen hervorbringen können, offenbar ausgeprägte Heterozygoten sind, ferner die Tatsache, daß durch Kreuzung „guter" Brombeerarten Bastarde entstehen, die durchaus fertil sind und eine frappante Ähnlichkeit mit anderen, seit lange bekannten Brombeerarten besitzen. Der übergroße Formenreichtum der jetzigen Rubusflora bietet unter solchen Umständen an sich kaum etwas Paradoxes dar: das Rätselhafte bleibt vielmehr die große Fruchtbarkeit auch solcher Bastarde, die durch Kreuzung morphologisch und systematisch einander fernstehender Arten entstanden sind, und aus deren chaotisch vielförmiger Nachkommenschaft gewisse Typen durch natürliche Auslese erhalten werden und sich im Laufe der Generationen zu relativ stabilen Arten herausbilden.

Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen.

Von **Victor Jollos** (Berlin).

(Eingegangen am 20. September 1913.)

Noch vor wenigen Jahren, während die experimentelle Erblichkeitsforschung auf botanischem wie zoologischem Gebiete schon die größten Fortschritte gemacht hatte, blieben Fragen der Vererbung und Artbildung bei den Mikroorganismen so gut wie unbeachtet. Bei den Protozoen hinderte die Schwierigkeit einer wirklich gleichmäßigen Kultivierung und ihr damit zusammenhängendes, scheinbar inkonstantes Verhalten eine experimentelle Bearbeitung. Auf bakteriologischem Gebiete kam dazu die noch allzu frische Erinnerung an den Sturz der alten Anschauungen von der Umwandlung der verschiedenen Formen ineinander. Und die mit der Ausbildung exakter Kulturmethoden zur unbestrittenen Herrschaft gelangte Lehre von der Konstanz der Bakterienarten, die ja auch durch die praktisch-medizinischen Erfahrungen immer aufs neue bestätigt wurde, mußte naturgemäß Forschungen über erbliche Veränderungen und Artbildungen hemmend im Wege stehen.

In jüngster Zeit hat sich dies Bild wesentlich verändert. Während es noch 1907, wie Massini sagt, „für einen Bakteriologen verwunderlich erschien" mit derartigen Beobachtungen in die Öffentlichkeit zu treten, sind bald darnach, mit hervorgerufen durch die Untersuchungen des genannten Forschers, Arbeiten über „Bakterienmutationen" geradezu modern geworden. Und auch bei den pathogenen Protozoen wurden vor allem durch Ehrlich und seine Mitarbeiter entsprechende Vorgänge aufgedeckt, während endlich die Untersuchungen von Jennings u. a. wichtige Aufschlüsse über die Variabilität bei Infusorien brachten.

Obwohl nun auf diese Weise eine Fülle interessanter Beobachtungen bekannt geworden sind, ist keine Klarheit über das Wesen der Variabilität bei den Mikroorganismen und ihrer Beziehungen zu dem Verhalten

höherer Lebewesen erzielt worden. Zwei Umstände waren hierbei besonders hinderlich: Als die Untersuchungen an Protisten angestellt wurden, lagen schon bei Tieren und Pflanzen die wichtigsten Ergebnisse vor, und es hatten sich feste Begriffe herausgebildet. In diese wurden nun die neu gewonnenen Resultate eingeordnet, wobei sich manche Forscher streng an den Wortlaut der gegebenen Definitionen hielten, ohne in ihre Wesenheit tiefer einzudringen und zu prüfen, wie weit sie auf die Mikroorganismen überhaupt anwendbar waren. Zu der unzureichenden theoretischen Durcharbeitung kamen dann allerdings noch die sich aus der Wahl der meisten Untersuchungsobjekte ergebenden Schwierigkeiten: Gearbeitet wurde bisher hauptsächlich mit Bakterien und Trypanosomen, also mit Organismen, bei denen nach unseren heutigen Kenntnissen Befruchtungsvorgänge überhaupt nicht, oder nur unter besonderen Bedingungen auftreten, so daß also gerade dieses wichtigste Vergleichsmoment mit den höheren Lebewesen fortfällt. — Unter diesen Umständen kann es kaum wundernehmen, daß eine beträchtliche Unsicherheit und Verwirrung der Begriffe eingetreten ist, eine Verwirrung, die durch manche zusammenfassende Darstellung eher noch vergrößert wurde.

Und doch scheinen uns sämtliche vorliegenden Tatsachen in einfacher und sowohl unter sich, wie mit den Ergebnissen der Erblichkeitsforschung bei höheren Organismen gut übereinstimmender Weise deutbar zu sein, — wenn man nur die Beobachtungen kritisch sichtet und von den klareren Verhältnissen ausgeht.

Die moderne Erblichkeitslehre unterscheidet zunächst zwischen der Variabilität bei „Populationen", d. h. einem in seinen Erbanlagen nicht einheitlichen Material, und innerhalb von „reinen Linien". Durch äußere Bedingungen, bewußte oder unbewußte Auslese, kann bei Populationen allein durch Verschiebung der Zahlenverhältnisse der in ihr enthaltenen verschiedenen Rassen scheinbar erbliche Veränderung erzielt werden, ohne daß eine Veränderung vorhandener oder Bildung neuer Formen erfolgt.

Demgegenüber sind bei höheren Lebewesen tatsächliche Neu- oder Umgestaltungen von dreierlei Art zu unterscheiden: Kombinationen, Modifikationen und Mutationen.

Kombinationen beruhen auf der Verteilung und dem Zusammentreffen verschiedener Erbanlagen, sind also nur im Zusammenhang mit Befruchtungsvorgängen möglich.

Als Modifikationen bezeichnen wir jede Veränderung, die die Keimesanlagen (Gene) nicht berührt, also nicht erblich im strengen Sinne ist, während sämtliche erblichen Veränderungen — gleichgültig unter

welchen Umständen sie entstanden, oder wie groß sie sind — unter den Begriff der Mutation fallen, der damit eine etwas andere, aber schärfere Fassung erhält, als sie de Vries ihm ursprünglich gab.

Andere Bezeichnungen, wie Fluktuationen, Adaptionen und dergl. erscheinen, wie auch besonders schon E. Baur ausgeführt hat, für die Fragen der Vererbung überflüssig, da sie stets unter einen der genannten Begriffe fallen und nur die Klarheit der Vorstellungen stören.

Versuchen wir nun diese Begriffsbestimmung auf die bei den Mikroorganismen festgestellten Tatsachen anzuwenden: Beginnen wollen wir hierbei mit den Infusorien; bietet uns doch diese Protozoengruppe den großen Vorteil, daß neben praktisch unbegrenzter vegetativer Vermehrung, die der der Bakterien, Trypanosomen und anderen durchaus entspricht, auch reguläre Befruchtungsvorgänge stattfinden. Und da der Untersucher es einigermaßen in der Hand hat, die Konjugation experimentell auszulösen oder zu unterdrücken, so ist damit bei den Infusorien die Möglichkeit gegeben, das Verhalten von Veränderungen sowohl bei rein vegetativer Vermehrung, wie auch nach der Befruchtung zu prüfen.

Auch bei den Variationserscheinungen der Infusorien müssen wir zunächst zwischen dem Verhalten von Populationen und reinen Linien unterscheiden. Durch die Arbeiten von Jennings ist nämlich für Paramaecium gezeigt worden, daß innerhalb der Art zahlreiche verschiedene Rassen vorhanden sind. Die Variabilität der Paramaecien eines Gewässers oder einer Kultur kann also schon im wesentlichen allein auf der Anwesenheit mehrerer solcher verschiedener Rassen beruhen. Und durch Selektion aus einer derartigen Population läßt sich auch gerade bei den Infusorien eine scheinbare erbliche Verschiebung der Reaktionsnorm verhältnismäßig leicht nachweisen (Jennings, Jollos).

Derartige Verhältnisse mögen bei mancher „Mutation" von Mikroorganismen eine Rolle gespielt haben, sind aber theoretisch so weit klar, daß wir sie hier nicht eingehender zu behandeln brauchen. — Auch die Kombinationen, die erste der von uns unterschiedenen Arten der Variabilitätsbildung, sind für unsere Betrachtung nur von geringer Wichtigkeit. Erwähnt sei nur, daß für Infusorien die Entstehung neuer Varianten durch Kombination nachweisbar war (vergl. Jollos 1913a). Für die meisten anderen zu experimentellen Forschungen herangezogenen Mikroorganismen (Bakterien, Trypanosomen u. a.) kommt sie dagegen wegen des Fehlens oder der Seltenheit von Befruchtungsprozessen bisher nicht in Frage.

Anders die Modifikationen und Mutationen. Ihre Bedeutung für die Infusorien sei an der Hand von Versuchen über Temperatur- und Giftwirkung (Jollos 1913) genauer geprüft:

Bei sorgfältig gleichgehaltenen Kulturbedingungen läßt sich für reine Linien von Paramaecium ein bestimmtes, bei verschiedenen Rassen häufig verschiedenes, bei der gleichen aber nur geringen Schwankungen unterworfenes Maximum der Temperatur, sowie der Giftkonzentration feststellen, bei dem die Infusorien noch existieren können. Steigert man nun vom Optimum ausgehend die Temperatur oder die Giftkonzentration ganz allmählich, so kann man manchmal eine Überschreitung der ursprünglichen Grenze erzielen. In den meisten Fällen ist diese Überschreitung nur gering; neuerdings konnten aber bei einigen Linien von Paramaecium auch beträchtlichere Verschiebungen der Grenzkonzentration von arseniger Säure erreicht werden, dergestalt, daß schließlich eine Giftmenge noch ohne Schädigung ertragen wurde, die bei unmittelbarer Einwirkung auf nicht vorbehandelte Individuen der gleichen Linie bald zum Tode führte. Bringt man nun eine derartige, an höhere Temperatur oder Giftkonzentration gewöhnte Kultur wieder unter die ursprünglichen Bedingungen, um dann nach kurzer oder längerer Zeit ihr Verhalten gegenüber den früheren extremen Verhältnissen von neuem zu prüfen, so zeigt sich, daß die Paramaecien ihre frühere erhöhte Resistenz vollständig eingebüßt haben und sich nicht mehr von unbehandelten Infusorien gleicher Rasse unterscheiden, gleichgültig, wie groß die Erhöhung der Widerstandsfähigkeit früher gewesen war.

Auch Veränderungen der Gestalt und Größe der Infusorien, wie man sie bei solchen, an höhere Arsenkonzentrationen gewöhnten Paramaecien beobachten kann, schwinden nach Versetzung in ein arsenfreies Medium gleichzeitig mit der erhöhten Resistenz.

In all diesen Fällen haben wir es also mit Modifikationen, ganz wie bei höheren Lebewesen, zu tun.

Neben solchen Modifikationen sind aber bei Paramaecium auch echte Mutationen beobachtet worden. In einer reinen Linie, die längere Zeit bei 31°, einer für diese Infusorien zwar relativ hohen, aber doch erheblich unter dem Maximum (37 bis 38°) für die betreffende Rasse gelegenen Temperatur gehalten wurde, traten nach längerer Zeit neben der Ausgangsform Paramaecien auf, die in ihrer Größe nicht unerheblich von ihr abwichen. Isolierte Aufzucht solcher abweichenden Individuen zeigte, daß es sich bei ihnen um eine konstante neue Rasse handelte, die sich von ihrer Stammform nicht nur durch ihre geringere Größe, sondern auch durch ein höheres Temperaturmaximum unterschied[1]), und diese

[1]) Sie konnte ohne weiteres bei 39° kultiviert werden, eine Temperatur, bei der sich weder die Ausgangsform noch irgend ein anderer meiner Paramaecienstämme längere Zeit zu halten vermochte.

abweichenden Eigenschaften während vieler Monate und unter den verschiedensten Lebensbedingungen behielt (bis sie durch ungünstigen Zufall einging). Von besonderer Wichtigkeit erscheint aber der Umstand, daß die abweichende Reaktionsnorm sich ebenso wie bei vegetativer Vermehrung auch nach Konjugation als konstant erwies. Damit ist also bewiesen, daß es sich in diesem Falle um eine Veränderung der Erbanlagen handelt. Und da die Veränderung in einer von einem einzigen Paramaecium abstammenden Kultur unter Temperatur- und Ernährungsbedingungen auftrat, die zufällige Konjugation, soviel wir wissen, ausschließen, so haben wir es hier also mit einer echten Mutation zu tun.

(Es mag dabei noch erwähnt sein, daß unserer Mutante, obwohl sie bei verhältnismäßig hoher Temperatur entstand, und ein erhöhtes Temperaturmaximum gegenüber dem Ausgangsstamm besaß, dennoch jede adaptive Natur fehlt. Bei 31° hielt sie sich nämlich nur bei isolierter Aufzucht; sowohl in dem Kulturglas, in dem sie entstanden war, wie auch in anderen Mischkulturen wurde sie dagegen von der Stammform „überwuchert" und war nach einiger Zeit nicht mehr nachweisbar, eine Beobachtung, die zeigt, wie leicht Mutationen auch bei sorgfältig geführten Kulturen dem Untersucher entgehen können).

Neben diesen bisher äußerst selten beobachteten echten Mutationen und neben den zuvor beschriebenen Modifikationen sind bei Individuallinien von Paramaecium unter der Einwirkung von arseniger Säure nun aber noch Veränderungen dritter Art festgestellt worden.

Bei langdauernder Einwirkung wechselnder und gelegentlich für kurze Zeit auch über die Grenzdosis gesteigerter Konzentrationen des Giftes wurde in einer Anzahl von Fällen bei verschiedenen Linien recht erhebliche Giftfestigung erzielt. Und zwar steigerte sich die Resistenz meist schrittweise, kam aber in einem Falle auch auf einmal zustande. Während die Ausgangslinien stets bei einer Konzentration von 0,8 bis 1,1 : 100 der verwandten Lösung arseniger Säure innerhalb 48 Stunden eingingen, konnten sie späterhin noch bis 5 : 100 vertragen, ohne erkennbar geschädigt zu werden.

Von den als Modifikationen erwähnten, an höhere Arsen-Konzentrationen allmählich gewöhnten Paramaecien unterscheiden sich diese gefestigten Stämme, abgesehen von der wesentlich höheren Resistenz, häufig auch in ihrem Habitus: die an arsenige Säure gewöhnten Infusorien sind meist größer als der unbehandelte Ausgangsstamm, die gefestigten nicht. Der wesentlichste Unterschied liegt aber darin, daß die gefestigten Stämme ihre erhöhte Widerstandsfähigkeit bewahren, auch

wenn sie lange Zeit in arsenfreiem Medium weitergeführt werden. Sie verhalten sich zunächst also ganz wie Mutationen, von denen sie dennoch prinzipiell geschieden werden müssen, wie sich bei genauer Prüfung klar ergibt.

Wird nämlich die Beobachtung der veränderten Stämme genügend lange fortgesetzt, so kann man schließlich — wenn auch meist erst nach geraumer Zeit — schon unter normalen Bedingungen und bei rein vegetativer Vermehrung eine allmähliche Rückkehr zur Ausgangsnorm nachweisen. So behielt z. B. ein Stamm (B_1), der bis gegen 5 : 100 der benutzten Lösung arseniger Säure gefestigt worden war (während die Ausgangslinie B bereits durch 1,1 : 100 stets abgetötet wurde), diese Resistenz bei arsenfreier Kultur während 7 Monaten unverändert bei. Anders wurde dies jedoch im achten Monat: jetzt starben Proben aus der Kultur unter sonst gleichen Bedingungen bei dieser Konzentration regelmäßig, vertrugen aber noch 4 : 100; dann jedoch ging die Giftfestigkeit immer weiter und schneller zurück: Nach $9^1/_2$ Monaten betrug die „maxima-tolerata"-Dosis nur mehr 2,5 : 100, nach $10^1{}_2$ Monaten endlich 1 : 100. Es war also wieder der Zustand der Individuallinie B, der Ausgangslinie von B_1 erreicht und wurde dann dauernd weiter beibehalten. In gleicher Weise, nur in etwas kürzerer Zeit, ging auch die Giftfestigkeit aller anderen Stämme im arsenfreien Medium verloren, ohne daß dabei geschlechtliche Vorgänge mitspielten.

Beschleunigen lassen sich diese Rückbildungen durch tiefgreifende äußere Einwirkungen: Bei einem bis gegen 3,5 : 100 gefestigten Stamme wurde ein Teil in normaler Kultur gehalten, ein anderer einem häufigen und schroffen Wechsel der Ernährungs- und Temperaturbedingungen ausgesetzt. Die derartig behandelten Paramaecien verloren nun bereits nach 2 Monaten ihre Giftfestigkeit, während sie bei dem unter normalen Verhältnissen belassenen Teil des gleichen Stammes erst nach $3^1{}_2$ Monaten zurückzugehen anfing.

Da die Giftfestigkeit also bei rein vegetativer Vermehrung wieder vollständig schwand, so kann es sich bei diesen resistenten Stämmen nicht um eine Veränderung der genotypen Grundlage, eine Mutation der Ausgangslinie gehandelt haben. Und völlige Klarheit hierüber bringt endlich ihr Verhalten nach der Befruchtung: Bei einem giftfesten Paramaeciumstamm, der noch eine Konzentration von 3 : 100 vertrug, während er ursprünglich durch 1 : 100 abgetötet worden war, traten nach 1 Monat arsenfreier Kultur vereinzelte Konjugationspärchen auf, die von den übrigen Infusorien getrennt weitergezüchtet wurden. Es ergab sich nun, daß die aus den Exkonjuganten hervorgegangenen Kul-

turen ihre Giftfestigkeit sofort und mit einem Schlage verloren hatten. Schon bei der ersten Prüfung (2 Wochen nach der Konjugation), und ebenso bei allen späteren, wurden sie, ganz wie die Ausgangslinie, durch eine Konzentration von 1 : 100 wieder abgetötet, während der andere Teil der Infusorien, der keine Konjugation durchgemacht hatte, erst nach weiteren 3 Monaten, und dann allmählich, ganz entsprechend dem oben beschriebenen Falle des Stammes B_1, die Widerstandsfähigkeit gegen arsenige Säure zurückbildete.

Diese Beobachtungen zeigen wohl zur Genüge, daß auch bei unseren „giftfesten" Paramaeciumstämmen keine Beeinflussung der „genotypen Grundlage" erfolgt war, sondern daß es sich bei dieser Resistenz nur um eine der Zelle nur äußerlich aufgezwungene Veränderung handelt, die ihre potentiellen Fähigkeiten überhaupt nicht veränderte, sie zwar einige Zeit nicht zur Geltung kommen ließ, aber schließlich doch von ihnen überwunden wurde, langsam und erst nach langer Zeit bei normalen Bedingungen, schneller bei wechselnden, die die betreffenden Individuen zu mannigfachen Reaktionen zwingen, mit einem Schlage durch die im Zusammenhang mit der Konjugation erfolgende tiefgreifende Umgestaltung des Paramaeciumkörpers.

Das Fehlen der Beeinflussung der Erbanlage, wie es sich besonders klar bei dem Verhalten nach der Konjugation zeigte, trennt die von uns behandelten Fälle prinzipiell von Mutationen. Sie müssen also nach unserer eingangs gegebenen Begriffsbestimmung als Modifikationen bewertet werden. Da sie sich aber andererseits auch von den gewöhnlichen Modifikationen, wie wir sahen, durch ihre langdauernde — im Falle von B_1 sich über 600 Teilungsschritte erhaltende — Konstanz bei Zurückversetzung in die ursprünglichen Lebensbedingungen wesentlich unterscheiden, so erscheint es notwendig, für derartige Veränderungen einen neuen Begriff zu schaffen. Wir haben sie daher als „Dauermodifikationen" bezeichnet.

Zwischen den Dauermodifikationen und den gewöhnlichen Modifikationen ist naturgemäß keine scharfe Grenze zu ziehen, da beide Gruppen durch zahlreiche Übergänge — kürzere oder längere „Nachwirkungserscheinungen" — miteinander verbunden sind. Praktisch wesentlich schwieriger gestaltet sich aber die begrifflich absolut scharfe Trennung von Dauermodifikationen und Mutationen: Beides sind ja, wie wir sahen, Veränderungen, die sich weder in ihrer Größe, noch in der Art ihres Zustandekommens zu unterscheiden brauchen und bei der

„vegetativen" Vermehrung während langer Zeit völlig gleich erscheinen können. Bei den Infusorien zeigte uns das verschiedene Verhalten nach der Konjugation den prinzipiellen Unterschied zwischen beiden Erscheinungen aufs klarste. Wo nun eine Befruchtung fehlt oder nicht bekannt ist, sind wir allein auf die übrigen bei den Paramaecien festgestellten Unterschiede angewiesen: Wir müssen also daran festhalten, daß, während Mutationen unter allen Umständen konstant bleiben, Dauermodifikationen nach einiger, wenn auch häufig sehr langer Zeit wieder zur Stammform zurückschlagen. Durch Auslösung durchgreifender Reaktionen, besonders also durch schroffen Wechsel und ungünstige Lebensbedingungen, lassen sich derartige Rückschläge beschleunigen, und es wird daher Aufgabe der künftigen Forschung sein, besondere Methoden hierfür auszuarbeiten. —

Ehe wir nun die Verbreitung und Bedeutung der Dauermodifikationen bei anderen Mikroorganismen untersuchen, müssen wir uns aber noch mit einer in jüngster Zeit weitverbreiteten Vorstellung auseinandersetzen: Besonders bei Bakterien sind Rückschläge vorher lange konstanter und daher als Mutationen aufgefaßter Veränderungen beobachtet und als „Atavismus" erklärt worden. Die betreffenden Forscher identifizierten diese Erscheinungen bei den Bakterien mit Rückschlägen, wie sie de Vries bei einigen seiner Mutationen von *Oenothera* festgestellt hatte, und kamen zu dem Schluß, daß Mutation und Atavismus gleichartige, nur in verschiedener Richtung verlaufende Prozesse seien, ein Standpunkt, den wir natürlich durchaus ablehnen müssen.

Die mit dem Begriffe „Atavismus" früher verbundenen ziemlich unklaren Vorstellungen sind ja durch die neueren mendelistischen Untersuchungen so weit geklärt worden, daß wir alle derartigen Fälle bei höheren Lebewesen auf das Zusammentreffen getrennter Erbanlagen (Gene) bei Neukombination zurückführen müssen. In gleicher Weise dürften sich auch die erwähnten Beobachtungen von de Vries erklären, also überhaupt keine Mutationen, sondern Kombinationen darstellen, wie dies auch besonders durch die Untersuchungen von Heribert-Nilsson wahrscheinlich gemacht worden ist. Und auch bei den Mikroorganismen haben Mutation und „Atavismus" nichts miteinander zu tun, zeigen doch unsere an den klareren Verhältnissen der Infusorien gewonnenen Ergebnisse wohl eindeutig, daß es sich bei derartigen zur Stammform zurückschlagenden Veränderungen nur um Dauermodifikationen handeln kann, während echte Mutationen sich auch hier, wie bei den Metaphyten und Metazoen, stets unverändert erhalten.

In den Rückschlägen zur Stammform haben wir also bei vegetativer Vermehrung gerade das beste Kennzeichen dafür, daß es sich bei den betreffenden Veränderungen um keine Veränderung der Gene, sondern um Dauermodifikationen handelt. Aber auch in dem Verlauf der Rückschläge und der Art ihres Zustandekommens werden wir in manchen Fällen überraschend weitgehende und damit wohl auch den letzten Zweifel beseitigende Übereinstimmungen mit dem beschriebenen Verhalten der Dauermodifikationen der Infusorien feststellen können.

Bei unserem Überblick über solche bisher meist für Mutationen erklärte Veränderungen bei den verschiedenen Mikroorganismengruppen wollen wir demgemäß mit Erscheinungen beginnen, die auf dem gleichen Gebiete wie die bei den Infusorien besprochenen liegen, und betrachten daher zunächst die Umstimmung mancher Protisten unter der Einwirkung von Chemikalien.

Durch Ehrlich und seine Mitarbeiter ist nachgewiesen worden, daß Trypanosomen und Spirochäten gegen verschiedene Gifte (vor allem Arsenverbindungen und saure Azofarbstoffe der Benzopurpurinreihe) gefestigt werden können. Die häufig sehr beträchtliche Resistenzerhöhung wird meist durch Behandlung mit allmählich steigenden Dosen erzielt. Bei manchen Verbindungen genügt auch die einmalige Einwirkung einer subletalen Dosis. Ehrlich fand nun, daß die einmal erworbene Giftfestigkeit monate-, ja selbst jahrelang bei den Trypanosomen erhalten blieb, auch wenn sie in dieser Zeit mit den Giften nicht wieder in Berührung kamen und dabei auf die verschiedensten Wirtstiere überimpft wurden. Die gleichen Erscheinungen treten auch auf, wenn man mit Trypanosomenstämmen arbeitet, die durch Vermehrung eines einzigen Parasiten entstanden sind (Oehler). Dennoch handelt es sich auch hier um keine Veränderung der Erbanlagen, keine Mutation: konnte doch Gonder zeigen, daß ein derartig konstant giftfester Stamm mit einem Schlage seine Widerstandsfähigkeit verliert, sobald er den Darm des übertragenden Insektes passiert. Für uns ist es hierbei gleichgültig, ob dieser Rückschlag im Anschluß an einen Befruchtungsvorgang, oder allein unter dem Einflusse der durchgreifenden Veränderung der äußeren Lebensbedingungen erfolgt: In dem einen wie in dem anderen Falle beweist er uns, daß die künstlich erzeugte Giftfestigkeit trotz ihrer jahrelangen Übertragung bei der Vermehrung im Tierkörper doch nur eine Dauermodifikation, keine Mutation, darstellt[1]).

[1]) Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß Giftfestigkeit niemals durch Mutation entstehen könnte — es müßte dies aber erst durch planmäßige Prüfung bewiesen werden.

Fast noch klarer als bei der Giftfestigkeit liegen die Verhältnisse bei der ihr analogen „Serumfestigkeit" der Trypanosomen. Auch hier ist von Ehrlich eine jahrelange „Vererbung" der erworbenen Eigenschaft beobachtet worden, während bei entsprechenden Versuchen anderer Forscher die Serumfestigkeit häufig nach mehr oder weniger zahlreichen Passagen wieder verloren ging. Besonders schön zeigen dies die Angaben von Braun und Teichmann, die die allmähliche Rückkehr derartig gefestigter Trypanosomen zum typischen Ausgangsstamm im Verlaufe von 63 Passagen verfolgen konnten. Demgemäß kommen sie auch zu einem mit unseren Anschauungen aufs beste übereinstimmenden Schluß, wenn sie sagen: „Die einmal erworbene Serumfestigkeit wird also nicht dauernd vererbt. Sie stellt vielmehr einen Zwangszustand dar, der dem Trypanosoma durch die auf es wirkenden Schädlichkeiten sozusagen aufoktroyiert wird. Dieses ist daher bestrebt, sobald die äußeren Einflüsse wegfallen, sich der Veränderung wieder zu entledigen und zum Ausgangsstamm zurückzukehren. . . ."

Ähnliche Gifteinwirkungsversuche, wie bei den Trypanosomen und Spirochäten sind auch mit Hefen angestellt worden und führten auch hier vom Standpunkt der Erblichkeitslehre zum gleichen Ergebnis: So gelang es Effront, von einer Konzentration von 200 Milligramm $FlNH_4$ pro Liter ausgehend, Gewöhnungen bis an 3000 mg zu erzielen. „Die an 2000 mg gewöhnte Hefe kann 2 Passagen durch Würze aushalten, ohne die Fähigkeit zu verlieren, Würze mit dem ursprünglichen Fluorgehalt zu vergären. Nach 10 Passagen ist sie gegen 1000 mg schon empfindlich, und nach 20 Passagen kann sie 400 mg gerade noch vertragen!" [1]) — Also auch hier eine Dauermodifikation, die allmählich zurückgebildet wird.

Wenden wir uns nunmehr den bei Bakterien festgestellten, anscheinend erblichen Veränderungen zu, so wollen wir gleichfalls mit einer Untersuchung über künstlich erzeugte Giftfestigung beginnen: Marks behandelte ein Bakterium der Hog-Choleragruppe mit steigenden Dosen arseniger Säure und erzielte Stämme, die noch gegen das achtfache der ursprünglich tödlichen Konzentrationen gefestigt waren. Vom Ausgangsstamm unterschieden sie sich ferner durch ihre Unbeweglichkeit und dadurch, daß sie auf Endo-agar zum Teil rote Kolonien (statt weißer) bildeten. Wurden derartig veränderte Stämme auf arsenfreien Nährböden weiter kultiviert, so schwanden die Veränderungen nach einiger Zeit allmählich: beim Abstechen roter Kolonien erhielt Marks dann zu-

[1]) Zitiert nach H. Pringsheim.

nächst weiße und rotweiße, und ebenso beim weiteren Abimpfen von den entstandenen rotweißen aus. Wurde dies jedoch mehrfach fortgesetzt, so bildeten sich schließlich nur mehr weiße Kolonien. Ganz entsprechend wurde auch die ursprüngliche Beweglichkeit und Giftempfindlichkeit, also die Reaktionsnorm des Ausgangsstammes wieder erlangt, und zwar bedurfte es hierzu desto mehr Passagen, je weiter die Giftfestigkeit hinaufgetrieben war. — Auch diese experimentell erzeugten Veränderungen entsprechen demnach durchaus den Dauermodifikationen der Infusorien.

Aus der Fülle der als „Mutation" beschriebenen, aber nunmehr als Dauermodifikationen aufzufassenden Veränderungen bei Bakterien können wir hier natürlich nur wenige charakteristische Beispiele anführen, umsomehr, da gerade auf diesem Gebiete besonders kritische Sichtung der einzelnen Versuchsergebnisse erforderlich scheint. Dürfte doch so manche „Bakterienmutation" nur auf nicht erkannte Mischinfektion oder andere technische Fehler zurückzuführen sein, während manche andere Beobachtung schon den alten Bakteriologen wohl bekannt war, aber erst in der Mutationsära für bedeutungsvoll angesehen wurde. Daneben sind freilich eine ganze Reihe interessanter neuer Feststellungen gemacht worden, so vor allem auf dem Gebiete der Fermentbildung.

Neisser und Massini konnten zuerst bei einem Colistamme die merkwürdige Beobachtung der sogenannten „Knopfbildung" und der im Zusammenhange damit stehenden Ausbildung von Laktase nach Kultur auf milchsäurehaltigem Nährboden machen. Kultiviert man dieses „*Bacterium coli mutabile*" auf Endo-Agar[1]), so bildet es anfangs nur weiße Kolonien, vom zweiten Tage an treten zwischen diesen aber knopfartige Verdichtungen (Sekundärkolonien) auf, die den Milchzucker des Nährbodens vergären: Abimpfung von diesen Knöpfen ergibt zunächst meist rote und weiße Kolonien (da es kaum gelingt, bei der Abimpfung vom Knöpfchen die umgebenden weißen Kolonien ganz zu vermeiden), während aber die weißen Kolonien immer wieder Knopfbildung und demgemäß Aufspaltung in weiße und rote zeigen, entstehen aus den roten stets nur rote, d. h. Laktase bildende Abkömmlinge, die diese offenbar unter dem Einflusse der milchzuckerhaltigen Substrate erworbene Eigen-

[1]) Der Nachweis der Entstehung bezw. des Verlustes der Fermentbildung wird durch den Gebrauch der in der medizinischen Bakteriologie üblichen Nährböden mit Farbstoffzusatz sehr erleichtert; in Frage kommen vor allem Lackmus-Milchzuckeragar (nach Drigalski-Conradi) und Milchzucker-Fuchsinagar (nach Endo). Wird der Milchzucker (an dessen Stelle natürlich auch ein anderes Kohlenhydrat treten kann) von dem betreffenden Bacterium zerlegt, so ist auf beiden Nährböden unter der Einwirkung der entstehenden Milchsäure Rotfärbung der Laktase bildenden Kolonien zu bemerken.

schaft behalten, auch wenn man sie dann lange Zeit auf milchzuckerfreiem Nährboden weiter führt.

Diese Feststellungen Massinis sind in der Folge von verschiedenen Untersuchern bestätigt und erweitert worden. Benecke und Kowalenko konnten die gleichen Erscheinungen auch bei Stämmen nachweisen, die aus einem einzigen Keim mit Hilfe der Burrischen Tuschepunktmethode erhalten waren, wo also der Einwand der Möglichkeit einer Mischkultur sicher fortfiel. Von anderen Forschern, besonders Reiner Müller, wurden dann analoge Fermentbildungen für verschiedene andere Bakterien festgestellt, und zwar konnten entsprechend der Wahl des dem Nährboden zugesetzten Kohlehydrats auch die verschiedensten Fermente künstlich hervorgerufen werden[1]).

Von Neisser und Massini ist die Erwerbung des Laktasebildungsvermögens durch das *Bacterium coli mutabile* wegen der „plötzlichen" Entstehung und anscheinend beliebig langen Übertragung auch bei milchzuckerfreier Kultur als Mutation aufgefaßt worden, eine Anschauung, der sich auch andere Untersucher (R. Müller, Baerthlein u. a.) anschlossen, während M. Neisser selbst sie späterhin wieder zurückzog.

In der Folge wurde nämlich vielfach die Frage diskutiert, ob es sich bei diesen Erscheinungen wirklich um Neuerwerbungen handle oder nur um die Auslösung bereits latent vorhandener oder auch früher wirksamer Anlagen, ein Ausweg, zu dem manche Forscher griffen, besonders als die Zahl der Mutationen sich andauernd vermehrte und andererseits von Burri der Nachweis geführt werden konnte, daß bei geeigneter Versuchsanordnung sich sämtliche Bakterien einer Kultur in gleicher Weise verändern, Feststellungen, die doch nicht recht mit den allgemeinen Vorstellungen über Mutation und Artbildung übereinstimmen wollten.

Bei unserer Auffassung dagegen fallen diese theoretischen Schwierig-

[1]) Immerhin darf die Fähigkeit der Bakterien, in spezifischer Weise auf die verschiedenen Außeneinflüsse zu reagieren, auch nicht zu sehr überschätzt werden, und man darf nicht übersehen, daß derartige Fermentbildungen keineswegs mit jedem Bakterienstamm gegenüber jedem Kohlehydrat möglich sind. Andererseits kommen solche scheinbar streng spezifischen Reaktionen auch unter gänzlich anderen Einwirkungen zustande. So fand Seiffert, daß ein Paratyphusstamm nach Behandlung mit Malachitgrün die Fähigkeit erlangt hatte, Rohrzucker zu vergären, so zeigten sich z. B. in den von uns erwähnten Versuchen von Marks die an eine 8-fache Dosis arseniger Säure gewöhnten Bakterienstämme gleichzeitig gegen das 40-fache der sonst vertragenen Antimonkonzentration gefestigt, so erwiesen sich endlich (nach Bernhardt und Ornstein) manche aus alten Kulturen herausgezüchtete Varietäten von Typhusbazillen als völlig serumfest. — Die Reaktionsmöglichkeiten der Bakterien sind demnach zwar sehr mannigfaltig, aber doch nicht unbegrenzt.

keiten und damit auch die Notwendigkeit der Zurückschiebung auf „im Entstehen begriffene" Anlagen natürlich fort. Gewiß bleibt die große — aber, wie wir sahen, doch nicht unbegrenzte — Mannigfaltigkeit der Enzymbildung unerklärt. Aber für uns, die wir darin bei den Bakterien nur Dauermodifikationen sehen, liegen die Rätsel ausschließlich auf physiologisch-chemischem und nicht auf vererbungstheoretischem Gebiete ganz wie bei der entsprechenden Fermentbildung im Blute von Wirbeltieren auf parenterale Zuführung von Eiweiß- oder Kohlehydratverbindungen hin.

Daß es sich aber auch bei diesen Fermentbildungen der Bakterien um Dauermodifikationen handelt, zeigen uns wiederum und hier besonders schön die beobachteten Rückschläge zur Ausgangsform. Spontaner Verlust des erworbenen Gärvermögens bei einem Teil der Kultur, also Bildung auch wieder weißer Kolonien auf Endoagar, ist von verschiedenen Forschern besonders bei lange fortgesetzter Untersuchung festgestellt worden, regelmäßiger ließen sich derartige partielle Rückschläge durch Tierpassagen erzielen (Bernhardt[1]), Lentz, Saisawa), und eine totale also sich auf sämtliche untersuchten Keime erstreckende Umkehr zur Ausgangsnorm erhielt bereits Massini bei Kultur des abgeänderten *B. coli mutabile* auf Karbolagar. — Ganz wie bei den giftfreien Infusorien oder Trypanosomen wird also auch hier die Rückbildung der Dauermodifikation durch tiefgreifende Veränderung der Lebensbedingungen begünstigt.

Ein weiteres recht instruktives Beispiel von Dauermodifikationen des Gärvermögens von Bakterien ergibt sich aus Beobachtungen von Sörensen: Bei einem an Pneumaturie erkrankten Diabetiker fanden sich bei mehreren in Abstand von $^3/_4$ Jahren vorgenommenen Untersuchungen als Verursacher der starken Gasbildung in der Blase stets zahlreiche als *B. pneumaturiae* bezeichnete Bakterien, die sich auch in Kulturen durch ein starkes Zuckervergärungsvermögen auszeichneten. Nach 2 Jahren verschwanden die klinischen durch die Gasbildung in der Blase hervorgerufenen Symptome spontan. Die bakteriologische Prüfung ergab wiederum Bakterien von gleichem Aussehen und kulturellem Verhalten wie zuvor, die jetzt aber Zucker nicht vergärten. Der Stamm wurde weiter fortgeführt und zeigte auch bei wiederholter Prüfung während 11 Monaten kein Gärvermögen. — Dann aber konnten die Bakterien der Kulturen mit einem Male wieder Zucker spalten —

[1]) Bernhardt bezeichnet die Veränderungen daher schon richtig als „Modifikationen".

und nach 7 weiteren Monaten erkrankte auch der Patient wieder an Pneumaturie.

An diesem der Praxis entnommenen Beispiele interessiert uns vor allem die Feststellung, daß die Bakterien die Dauermodifikation im Körper des Patienten weit länger beibehielten als in den Kulturen. Offenbar waren sie eben dort noch äußeren Einflüssen ausgesetzt, denen gegenüber ihre innere Potenz sich weniger leicht durchsetzen konnte.

Einen Fall ähnlicher Art zeigen ferner wohl die älteren Untersuchungen von Schierbeck über die Variabilität der Milchsäurebakterien: Durch längere Zucht in Milch mit Karbolsäurezusatz konnte das Gärungsvermögen beträchtlich herabgesetzt werden, und diese Herabsetzung blieb auch bei Übertragung der Bakterien in karbolfreie Milch lange Zeit erhalten. In monatelang steril gehaltener und dann autoklavierter Milch wurde dann Rückkehr zur Ausgangsnorm erzielt, während ein anderer Teil der Bakterien, der diese letztgenannte Passage nicht mitgemacht hatte, noch weiterhin herabgesetztes Gärungsvermögen aufwies, ein Verhalten, das Schierbeck auf schädliche, d. h. die Wiedergewinnung des normalen Gärvermögens hindernde Faktoren des Nährsubstrates zurückführt.

Neben derartigen Veränderungen der Fermentproduktion, die, wie wir sahen, wohl sämtlich als Dauermodifikationen aufgefaßt werden müssen, sind „Mutationen" bei Bakterien besonders häufig auch auf dem Gebiete der Farbstoffbildung, speziell bei *B. prodigiosus* beobachtet worden (Beijerinck, Wolff u. a.). Viele dieser sich lange haltenden Umbildungen weisen aber wiederum Rückschläge auf und geben sich uns damit gleichfalls als Dauermodifikation zu erkennen. In einem der veränderten Stämme von Wolff erfolgten derartige Rückschläge ganz regelmäßig nach einiger Zeit. Da sie sich aber nie auf sämtliche Bakterien einer Kultur erstreckten und die veränderte Form sich also durch Selektion ständig weiterführen ließ, so spricht Wolff auch in diesem Falle die Veränderung als Mutation an, eine Auffassung, der wir nicht zustimmen können: Gerade der Umstand, daß die Rückschläge immer wieder und in sämtlichen Kulturen auftraten, zeigt wohl klar, daß keine Veränderung der Erbanlage, sondern nur Dauermodifikationen vorlagen. Und wenn sich diese zum mindesten in einzelnen Keimen ständig während der ganzen Versuchsdauer hielten, so ist dies wohl entsprechend den früher erwähnten Beobachtungen von Marks, Sörensen oder Schierbeck auf doch nicht lange genug fortgesetzte Kultur der nicht zurückschlagenden Keime oder das Vorhandensein den Umschlag störender Faktoren des Substrates zurückzuführen.

Da Veränderungen bei Bakterien hauptsächlich von medizinischer Seite untersucht worden sind, so spielen ferner „erbliche" Verschiebungen im serologischen Verhalten und der Virulenz neuerdings keine geringe Rolle. Daß es sich auch hier um Dauermodifikationen handelt, sei durch einige weitere Beispiele belegt:

In ihren Beiträgen zur Biologie der Enteritisbakterien schreiben Sobernheim und Seligmann über Veränderungen zweier (als „Rumfleth" und „Hanstedt" bezeichneter) Stämme des *B. enteritidis* Gärtner: „Nach agglutinablem und antigenem Verhalten repräsentierten diese Stämme, als sie in unseren Besitz gelangten, einen Sondertypus, der nicht mehr als Gärtner zu erkennen war; auch in kultureller Hinsicht bestanden kleine Abweichungen. Mit der Zeit erfolgte die Rückbildung zum Gärtner-Typus, wobei es uns gelang, aus der Ausgangskultur eine Reihe von Töchterstämmen herauszuzüchten, die nach Agglutinierbarkeit, Agglutininbildung und kulturellen Eigenschaften den verschiedensten Übergangs- und Umwandlungsstufen entsprachen. In einem Falle (Hanstedt) konnten wir alsdann abermals die Umbildung des Gärtner- zum Sondertypus in ihren Anfängen verfolgen."

Ein weiteres Beispiel bieten uns die Untersuchungen von Cohn über die Immunisierung von Typhusbazillen gegen die bakteriziden Kräfte des Serums. Bei Kultur in Bouillon bei Zimmertemperatur ging die erzielte Festigung der Bakterien nur langsam und allmählich zurück, während sie bei Versetzung der Stämme in den Thermostaten sehr rasch verloren wurde.

Bekannt sind ferner Verluste der Virulenz mancher pathogener Bakterien und ihre Wiedergewinnung. So konnte Kolle avirulent gewordene Pestkulturen durch zehnmalige Tierpassage wieder hochvirulent machen.

Zu erwähnen haben wir endlich noch Veränderungen der Koloniebildung, mit denen häufig auch ausgesprochene morphologische Unterschiede der einzelnen Bakterien abweichend wachsender Kolonien parallel gehen. Das Auftreten solcher atypischer Kolonien ist schon seit langem bekannt und besonders für die Choleravibrionen eingehend beschrieben worden (Koch, Gaffky, Friedrich, Metschnikoff, Kruse u. a.). Während aber die älteren Autoren derartigen Erscheinungen nur praktisch-diagnostische Bedeutung beimaßen, wollen neuere Untersucher auch hierin echte Mutationen erkennen, so vor allem Baerthlein, der bei verschiedenen Bakterienarten aus derartigen abweichenden Kolonien konstant in gleicher Weise abweichende Stämme züchtete. Aus Aussaaten alter Kulturen konnte er auf diese Weise mit großer Regelmäßigkeit

„Mutationen" erhalten. Schon Kruse hat jedoch berichtet, daß derartige auf Gelatineplatten konstant atypisch wachsende Cholerastämme durch zahlreiche Meerschweinchen-Passagen wieder zur Stammform zurückgeführt werden können, und in gleicher Weise traten auch bei allen „Mutationsstämmen" Baerthleins Rückschläge zum Ausgangsstamm auf, besonders wenn man sie nach einiger Zeit wieder in die Kulturbedingungen versetzte, die die Entstehung der „Mutation" zuerst hervorgerufen hatten. — Auch diese Veränderungen der Gestalt und der Koloniebildung sind demnach Dauermodifikationen. —

Wir stehen damit am Ende unserer Übersicht: Mit Hilfe der durch den Einblick in die klareren Verhältnisse bei den Infusorien gewonnenen Kriterien konnten wir Dauermodifikationen bei den verschiedensten Mikroorganismen und unter den verschiedenartigsten Veränderungen nachweisen. Vor allem zeigte sich hierbei auch, daß wohl die weitaus größte Zahl der bisher als „Mutationen" bei Protisten beschriebenen Erscheinungen in Wahrheit gleichfalls Dauermodifikationen darstellen. Ja, wenn wir einem der eifrigsten Vertreter der „Mutationsanschauungen" folgen wollten, müßten wir sogar sämtliche bisherigen „Mutationen" der Mikroorganismen in dieser Weise umdeuten, nimmt doch Baerthlein (und in ähnlicher Weise auch Beijerinck) bei allen derartigen Veränderungen das regelmäßige Auftreten von Rückschlägen zur Reaktionsnorm der Ausgangsform an, ein Standpunkt, der aber entschieden nicht mit den Tatsachen übereinstimmt: Einen sicheren Fall nicht zur Stammform zurückschlagender Umgestaltung, also echter Mutation, haben wir ja bereits bei den Veränderungen der Infusorien behandelt, weitere echte Mutanten dürften z. B. in manchen Veränderungen der Farbstoffbildung bei Bakterien und Pilzen, wie sie besonders von Wolf und Schiemann nachgewiesen worden sind, sowie in dem (18 Jahre konstanten!) Verlust des Sporenbildungsvermögens bei einer von Hansen untersuchten Heferasse gegeben sein[1]).

Und gerade in der Feststellung des Vorhandenseins zweier bei vegetativer Vermehrung zwar schwer unterscheidbarer, aber nicht etwa nur quantitativ, sondern prinzipiell verschiedener Arten von auf die Nachkommen übertragbaren Veränderungen bei Mikroorganismen, liegt ja das Wesentlichste der Aufklärung, die wir den günstigeren Verhältnissen bei den Infusorien verdanken. Und wie wir dort die verschiedenen

[1]) Es ist übrigens nicht ohne Interesse, daß es sich auch bei diesen Mutanten von Mikroorganismen, deren Zahl sich bei planmäßiger Prüfung sicher stark vermehren wird, bisher vorzugsweise um Verlustmutationen handelt — ganz wie bei den höheren Lebewesen!

Kategorien der Veränderungen bei der gleichen Art nachweisen konnten, so finden sie sich nebeneinander auch bei Bakterien und anderen niederen Organismen. Als Beleg hierfür seien noch die eingehenden Versuche von Barber angeführt:

Barber legte Individuallinienkulturen von verschiedenen Bakterien und Hefen an und entnahm ihnen mit Hilfe einer besonders ausgearbeiteten Methode einzelne bei mikroskopischer Prüfung in irgend einer Hinsicht von der Norm abweichende Zellen. Diese züchtete er isoliert weiter in der Absicht, auf solche Weise abweichende neue Stämme zu erhalten. Es ergab sich nun, daß die meisten der isolierten atypischen Individuen bei ihrer Vermehrung sogleich oder nach sehr kurzer Zeit zur Stammform zurückkehrten, also nur Modifikationen dargestellt hatten. Wesentlich seltener fanden sich Fälle, in denen die Veränderung zunächst erhalten blieb, um aber nach einiger Zeit doch gleichfalls wieder zurückgebildet zu werden. So schlug z. B. eine durch Isolierung einer besonders langgestreckten Zelle gewonnene Typhuskultur am 53. Tage wieder zur normalen Ausgangsform zurück. Hier handelt es sich also um Dauermodifikationen.

Einige weitere der aus aberranten Individuen kultivierten Stämme endlich bewahrten ihr abweichendes Verhalten konstant bei einer Beobachtungsdauer von bis über zwei Jahren und unter den verschiedensten äußeren Bedingungen, erwiesen sich somit wohl als Mutationen[1]). Besonders hervorzuheben ist bei diesen Beobachtungen noch, daß Mutationen, Dauermodifikationen und Modifikationen sich zunächst in keiner Weise unterscheiden. Nur aus dem Verhalten der Nachkommenschaft läßt sich also das Wesen der Veränderung beurteilen.

Die Barberschen Untersuchungen geben sodann noch gewisse Aufschlüsse über die Häufigkeit von Mutanten: Zunächst einmal erwiesen sich aberrante Individuen überhaupt als relativ selten, offenbar da die Kulturbedingungen recht gleichmäßige waren und demgemäß keinen Anlaß für das Auftreten zahlreicher Modifikationen boten. In einzelnen Fällen kam eine atypische Zelle auf etwa 5000 „normale", in anderen auf etwa 48000, in noch weiteren endlich erst auf viele Hunderttausende oder gar Millionen; und unter diesen atypischen Zellen fanden sich wiederum nur selten echte Mutationen, die meisten waren, wie das Verhalten ihrer Nachkommen zeigte, nur Modifikationen: So schlugen von

[1]) Hierfür spricht auch der Umstand, daß die erzielte Veränderung weder durch weitere sich in gleicher Richtung bewegende Selektion vergrößert, noch durch konträre rückgebildet werden konnte. Die Wahrscheinlichkeit bei derartigen Selektionsversuchen, wiederum auf eine Mutante zu stoßen, ist eben naturgemäß sehr gering.

140 isoliert weiter kultivierten atypischen Individuen von *Bacterium coli* 139 wieder zur Normalform um, und nur ein einziges ergab einen konstant abweichenden Stamm und erwies sich damit als Mutation.

Ganz wie bei den Infusorien sind also offenbar auch bei den Bakterien echte Mutationen relativ selten und treten hinter den Modifikationen und Dauermodifikationen stark zurück.

Unsere Prüfung der bei den Bakterien festgestellten Veränderungen führt uns somit zu einem von den in jüngster Zeit häufig hervorgetretenen Anschauungen wesentlich abweichenden Standpunkt: Im Gegensatz zu manchen Forschern, die heute auf Grund der zahlreichen, irrtümlich als Mutationen ausgelegten Dauermodifikationen auf Schritt und Tritt „Mutanten" finden und nur alte, flüssige Kulturen auszusäen brauchen, um derartige „erbliche Veränderungen" zu erzielen, müssen wir nach Sichtung der vorliegenden Beobachtungen gerade die große Konstanz der Bakterien und die Seltenheit der bei ihnen bisher festgestellten Veränderungen der „genotypen Grundlage" betonen. Unser Standpunkt entspricht damit durchaus wieder den Anschauungen der klassischen Bakteriologie und findet ja auch in den praktisch medizinischen Erfahrungen seine Bestätigung. Denn handelte es sich bei den Veränderungen wirklich um eine Beeinflussung der Erbanlagen und nicht nur um Dauermodifikationen, wie schnell hätte dann der stolze Bau der bakteriologischen Diagnostik in sich zusammensinken müssen! Denn wie wäre besonders bei unseren, rein biologisch betrachtet, recht unvollkommenen Kenntnissen und Hilfsmitteln eine sichere Identifizierung möglich, wenn so leicht und schnell immer neue, erblich verschiedene Formen entständen?[1])

Unsere Betrachtung der Variabilitätserscheinungen bei Protisten zeigt uns ferner, daß keinerlei Widerspruch gegenüber den Erfahrungen bei höheren Lebewesen besteht. Hier wie dort sind — wenn wir von den Kombinationen absehen — Modifikationen und Mutationen zu unterscheiden, Veränderungen, die sich bei beiden Organismengruppen völlig übereinstimmend verhalten. Was die Mikroorganismen daneben auszeichnet, sind die Dauermodifikationen, Modifikationen besonderer Art,

[1]) Jedoch darf die Bedeutung der Dauermodifikationen gerade für die medizinische Bakteriologie auch nicht unterschätzt werden: In manchen Fällen müssen sie die Diagnose recht erschweren; welche Rolle sie beim Verlaufe von Erkrankungen spielen können, zeigten uns die Mitteilungen von Sörensen; und es liegt auch sehr nahe, manche epidemiologischen Beobachtungen mit Dauermodifikationen der betreffenden Erreger in Zusammenhang zu bringen!

deren weite Verbreitung aus den Besonderheiten der Vermehrung der niederen Lebewesen unschwer zu verstehen ist:

Wenn eine Spirogyrazelle durch bestimmte Einwirkungen an der Plasmateilung verhindert und damit doppelkernig gemacht wird (Gerassimow), so sind auch alle durch Teilung aus ihr hervorgehenden Abkömmlinge entsprechend verändert, und man erhält demgemäß bei vegetativer Vermehrung einen konstant atypischen Stamm. Daß hierbei die Erbanlagen in keiner Weise beeinflußt worden sind, ist wohl ohne weiteres klar; aber die Spirogyrazelle kann eben die ihr einmal aufgezwungene Veränderung im Verlaufe ihrer sich nach strenger Norm vollziehenden vegetativen Vermehrung nicht wieder ausgleichen. Anders bei der Befruchtung: Hier kommen nur die erblich fixierten Anlagen zur Geltung, und demgemäß geht die aufgezwungene Doppelkernigkeit bei der Kopulation sofort wieder verloren.

Wenn bei Trypanosomen der Blepharoplast, ein sich bei der vegetativen Vermehrung selbständig teilender, für die Lebensfunktionen nicht unbedingt notwendiger Bestandteil der Zelle, durch spezifisch wirkende Chemikalien zerstört wird, so können naturgemäß die Abkömmlinge eines derartig veränderten Trypanosomas bei der Teilung keinen Blepharoplast erhalten, es entsteht demgemäß ein während der vegetativen Vermehrung konstant veränderter Stamm. Auch hier ist es wohl ohne weiteres klar, daß die Veränderung auf keiner Beeinflussung der Erbanlagen beruht, wird doch (nach den Angaben Schaudinns) der Blepharoplast im Laufe der Entwicklung vom „totipotenten" Kern aus gebildet. Da aber eine solche Neubildung für gewöhnlich nur im Anschluß an eine Befruchtung erfolgt, so kommen die der Zelle eigenen erblichen Potenzen für die Blepharoplastbildung in unserem Falle vorher nicht zur Geltung, es sei denn, daß durch starke äußere Einwirkungen oder durch allmähliche Summierung von Schädigungen tiefgreifende Reaktionen und Regenerationen ausgelöst werden.

Hier wie bei *Spirogyra* geben uns also schon allein die morphologischen Verhältnisse einen Einblick in das Wesen und Zustandekommen von Dauermodifikationen. Die anderen der morphologischen Basis entbehrenden Fälle sind danach wohl in prinzipiell ähnlicher Weise zu erklären. Demgemäß können wir auch ohne weiteres verstehen, daß diese bei den Protisten weit verbreitete Kategorie von Veränderungen sich bei Tieren und Pflanzen, wenn überhaupt, nur relativ selten finden kann:

Die Übertragung von Veränderungen bei der Vermehrung durch Teilung ist, dies müssen wir gegenüber der herrschenden Ansicht besonders betonen, eben doch nicht ohne weiteres

mit der durch Keimzellen vermittelten Vererbung bei höheren Lebewesen zu vergleichen.

In seinen tiefgründigen theoretischen Abhandlungen stellt August Weismann die Protisten in prinzipiellen Gegensatz zu allen höheren Lebewesen: Während bei den höheren Organismen eine Differenzierung in Soma und Keimplasma eingetreten ist, gibt es bei den Einzelligen keine derartige Scheidung: während dort die meisten Veränderungen nur das Soma berühren, ohne das Keimplasma beeinflussen zu können, muß hier jede Umbildung auch erblich sein. Diese zu ihrer Zeit wohl begründeten Anschauungen entsprechen nicht mehr unseren heutigen erweiterten Kenntnissen der Mikroorganismen, sind doch die Protisten keineswegs jene einfachsten Lebewesen, die die frühere Forschung in ihnen sehen wollte. Für die Infusorien hat Weismann selbst seine Anschauung modifiziert, da bei ihnen eine Trennung von somatischer und generativer (keimplasmatischer) Komponente morphologisch-entwicklungsgeschichtlich klar hervortritt. Und unsere Analyse der Variabilitäts- und Vererbungserscheinungen bei Mikroorganismen beweist wohl zur Genüge, daß auch bei allen anderen Protistengruppen die Verhältnisse im Prinzip ebenso liegen müssen, und daß in vererbungstheoretischer Hinsicht kein Gegensatz gegenüber den höheren Lebewesen besteht. Das Vorhandensein von Modifikationen und Dauermodifikationen und daneben die relative Seltenheit von Mutationen zeigt eben, daß auch dort, wo jede klare morphologische Trennung fehlt, die Erbanlagen dem Getriebe der vegetativen Lebensprozesse bis zu einem gewissen Grade entzogen sind.

Müssen wir somit auch die Weismannschen Anschauungen über die Vererbung bei Protisten gemäß unseren heutigen erweiterten Kenntnissen modifizieren, so wird andererseits doch gerade der Kern seiner Lehre durch unsere Feststellungen aufs glänzendste bestätigt. Denn was kann die große Unabhängigkeit der Determinanten von somatischen Veränderungen besser zeigen, als das Vorhandensein von Dauermodifikationen bei Mikroorganismen, also von Umgestaltungen, die sich an der gleichen Zelle abspielen, monate- und jahrelang und während zahlloser Teilungen erhalten bleiben — und dennoch die Erbanlagen nicht gleichsinnig beeinflussen!

Die Ergebnisse der Protistenforschung können hier somit schon zur Aufhellung allgemeiner vererbungstheoretischer Fragen beitragen. Ein weiteres Eingehen auf derartige Fragen liegt außerhalb des Rahmens unserer Erörterung und erscheint bei den gegenwärtigen Kenntnissen noch verfrüht.

Bei unserer Prüfung der Variabilitäts- und Vererbungserscheinungen bei den Mikroorganismen mußten wir uns demgemäß auch mit einer

Sichtung des meist wenig systematisch gewonnenen Materials und einer Ordnung der festgestellten Veränderungen nach einheitlichen Gesichtspunkten begnügen. Schon über die Bedingungen des Auftretens der verschiedenen Kategorien der Umgestaltung der Reaktionsnorm ließ sich kaum etwas aussagen. Mit der Beseitigung der vielfachen Widersprüche und dem Nachweis der bei richtigem Vergleich vollständigen Übereinstimmung mit dem Verhalten der höheren Lebewesen dürfte aber auch die Basis für eine planmäßige und vertiefte Erforschung der Grundlagen und Bedingungen der Vererbungserscheinungen bei den Protisten gegeben sein. Und da bei ihnen doch in mancher Hinsicht einfachere und klarere Verhältnisse vorliegen, so können wir von dieser Forschung wiederum auch die Klärung mancher allgemeiner Vererbungsprobleme erhoffen.

Literatur.

Barber, M., 1907: On heredity in certain microorganism. Kansas Univers. Science Bull. vol. 4. (Die wesentlichsten Ergebnisse dieser Untersuchung sind in der zusammenfassenden Darstellung von Pringsheim ausführlich wiedergegeben.)

Baur, E., 1911: Einführung in die experimentelle Erblichkeitslehre. Berlin, Borntraeger.

Baerthlein, 1912: Über Mutationserscheinungen bei Bakterien. Arb. aus dem Kaiserl. Gesundheitsamt, **40**.

Benecke, W., 1909: Referat in der Zeitschr. für indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre. **2**.

Beijerinck, M. W., 1912: Mutation bei Mikroben. Folia Microbiologica, vol. 1.

Bernhardt, G., 1912: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Ruhrbakterien. Zeitschr. für Hygiene, **71**.

Bernhardt, G. u. Ornstein, O., 1913: Über Variabilität pathogener Mikroorganismen. Berl. klin. Wochenschrift, 1913.

Braun, H. u. Teichmann, E., 1912: Versuche zur Immunisierung gegen Trypanosomen. Jena, G. Fischer.

Burri, R., 1910: Über scheinbar plötzliche Neuerwerbung eines bestimmten Gärungsvermögens durch Bakterien der Coligruppe. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., **28**.

Cohn, E., 1903: Über die Immunisierung von Typhusbazillen gegen die baktericiden Kräfte des Serums. Zeitschr. f. Hygiene, **45**.

Dobell, C., 1913: Some recent work on mutations in microorganisms. Journal of Genetics, vol. II.

Ehrlich, P., 1909: Über die neuesten Ergebnisse auf dem Gebiete der Trypanosomenforschung. Archiv f. Schiffs- u. Tropenhygiene, **13**, Beiheft 6.

Ehrlich, P. u. Gonder, R., 1913: Chemotherapie. In Kolle-Wassermanns Handbuch der pathog. Mikroorganismen, **3**, II. Aufl., Jena, G. Fischer.

Eisenberg, P., 1912: Über sogen. Mutationsvorgänge bei Choleravibrionen. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, **66**.

Gonder, R., 1912: Untersuchungen über arzneifeste Mikroorganismen. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, **61**.

Gotschlich, E., 1912: Allgemeine Morphologie und Biologie der pathogenen Bakterien. In Kolle-Wassermann Handbuch der pathog. Mikroorganismen, **1**, II. Aufl., Jena, G. Fischer.

Hansen, E. Chr., 1906/07: Oberhefe und Unterhefe. Studien über Variabilität und Erblichkeit. Centralbl. f. Bakt., Abt. II, **15** u. **18**.

Heribert-Nilsson, N., 1912: Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, **8**.

Jennings, H. S., 1910: Assortative mating, variability and inhiritance of size in the conjugation of Paramaecium. Journ. exper. Zoology, vol. II.

Jennings, H. S., 1913: The effect of conjugation in Paramaecium. Ibidem, vol. 14.

Jollos, V., 1913: Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biolog. Centralbl., **33**.

Jollos, V., 1913 a: Über die Bedeutung der Konjugation bei Infusorien. Archiv f. Protistenkunde, **30**.

Kolle, W., 1901: Bericht über die Tätigkeit der zu Studien über Pest eingerichteten Station des Institus für Infektionskrankheiten 1899/1900. Zeitschr. f. Hygiene, **36**.

Kowalenko, A., 1910: Studien über sogen. Mutationserscheinungen bei Bakterien, unter besonderer Berücksichtigung der Einzellenkultur. Zeitschr. f. Hygiene, **66**.

Kruse, W., 1910: Allgemeine Mikrobiologie. Leipzig, F. Vogel.

Marks, L. H., 1910: Über einen arsenfesten Bakterienstamm. Zeitschr. f. Immunitätsforschung, **6**.

Massini, R., 1907: Über einen in biologischer Beziehung interessanten Colistamm. Archiv f. Hygiene, **61**.

Müller, R., 1912: Bakterienmutationen. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, **8**.

Oehler, R., 1913: Zur Gewinnung reiner Trypanosomenstämme. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, **70**.

Pringsheim, H., 1910: Die Variabilität niederer Organismen. Berlin, J. Springer.

Saisawa, K., 1913: Über den modifizierenden Einfluß von kohlehydrathaltigen Nährböden auf Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene, **74**.

Schiemann, E., 1912: Mutationen bei *Aspergillus niger*. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, **8**.

Schierbeck, N. P., 1900: Über die Variabilität der Milchsäurebakterien mit Bezug auf die Gärungsfähigkeit. Archiv f. Hygiene, **38**.

Seiffert, G., 1912: Über Mutationserscheinungen bei künstlich giftfest gemachten Colistämmen. Zeitschr. f. Hygiene, **71**.

Sobernheim, G. u. Seligmann, E., 1910: Beiträge zur Biologie der Enteritisbakterien. Zeitschr. f. Immunitätsforschung, **6**.

Sörensen, E., 1912: Eine Untersuchungsreihe über die Veränderung einer Urinbakterie in den menschlichen Harnwegen. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, **62**.

Toeniessen, E., 1913: Über Mutationserscheinungen bei Bakterien. Medizin. Klinik, **9**.

Vries, H. de, 1903: Die Mutationstheorie. Leipzig, Veit & Co.

Wolf, F., 1909: Über Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen von *Bacillus prodigiosus* und anderen Schizophyten. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, **2**.

Weismann, A., 1904: Vorträge über Descendenztheorie. Jena, G. Fischer (3. Aufl., 1913).

Eingehendere Literaturangaben finden sich in den Arbeiten von Dobell, Gotschlich, Pringsheim.

Über einen als Hemmungsfaktor der Begrannung auftretenden Farbenfaktor beim Hafer.

Von **H. Nilsson-Ehle** (Svalöf, Schweden).

(Eingegangen am 14. Januar 1914.)

Daß eine und dieselbe Erbeinheit sich in verschiedenen Teilen des Individuums äußert und den Charakter verschiedener Organe in einem oder auch mehreren ganz verschiedenen äußeren Merkmalen beeinflußt, ist jetzt in mehreren Fällen bekannt. Sowohl auf dem zoologischen und anthropologischen als auf dem botanischen Gebiete wird diese für die Präzisierung des Erbeinheitsbegriffes prinzipiell sehr wichtige Sache durch immer mehr Beispiele beleuchtet. Auf dem botanischen Gebiete ist es vor allem eine ebenso häufige wie relativ leicht verständliche Erscheinung, daß ein Farbenfaktor auf die Färbung des Zellsafts sowohl der Blüte als des Stengels und der Blätter Einfluß hat, und zwar kann der Faktor dabei entweder in positivem Sinne Farbe verursachen bezw. verstärken oder ein negativ wirkender Hemmungsfaktor sein. Beispiele finden sich bei *Antirrhinum* (Baur 3[1]), 4, S. 101), *Primula sinensis* (Bateson 1, S. 105, Gregory 7) usw. Schon seit Mendels ursprünglichen Versuchen weiß man ja, daß die einfache Spaltung nach Kreuzungen zwischen *Pisum arvense* und *P. sativum* gleichzeitig die Farbe der Blüten und Samen betrifft, wenn auch die späteren Untersuchungen vor allem von Lock (10) gezeigt haben, daß dabei nur ein Grundfaktor für Farbe der Färbung von Blüten und Samen gemeinsam ist.

Beispiel einer einfachen Mendelspaltung, die auf einmal Farben- und Formenmerkmale einschließt, erbietet nach Correns' (5) interessanten Untersuchungen in besonderem Maße die *calycanthema*-Sippe von *Campanula medium* bei Kreuzung mit der typischen Form. Die Kelchblätter

[1]) Vergl. das Literaturverzeichnis am Schluß.

der *calycanthema*-Form sind petaloid nicht nur in bezug auf Farbe, sondern auch in bezug auf Verwachsung, Vorkommen von Spaltöffnungen usw. Und noch mehr, der dominierende *calycanthema*-Faktor beeinflußt auch in hohem Maße die Ausbildung des Gynaeceum, indem eine stark herabgesetzte Fruchtbarkeit oder fast völlige Sterilität die *calycanthema*-Individuen kennzeichnet; Hand in Hand damit geht auch eine geringere Größe der Kapseln, die sich meistens nicht öffnen. Baur hat bei *Antirrhinum* festgestellt, daß dieselben Faktoren, welche die Form der Blumenblätter beeinflussen, sich auch in der Form der Früchte äußern (vergl. 4, S. 102). Johannsen (9) ist bei Bohnenkreuzungen zu dem Resultat gekommen, daß Erbfaktoren, die eine Rolle bei der Realisation der Farbenreaktionen spielen, auch die Form der Samen, das Verhältnis zwischen Länge und Breite derselben, beeinflussen können. Nach Heribert-Nilssons *Oenothera*-Untersuchungen (8) beeinflußt die Eigenschaft Rotnervigkeit nicht nur die Farbe der Blattnerven, sondern auch die Farbe, die Buckligkeit und die Größe der Blätter und die Länge der Früchte. Throw (18) hat gezeigt, daß bei *Senecio vulgaris* der das Radiata-Merkmal bedingende Faktor R gleichzeitig als Verstärkungsfaktor der Behaarung auftritt.

Ich habe hier nur einige bemerkenswerte Beispiele angeführt, um zu zeigen, wie häufig, nach den Arbeiten verschiedener Forscher, die Faktoren bei den Erblichkeitsanalysen eine vielseitige Wirkung ausüben, keineswegs aber beabsichtigt, ein vollständiges Verzeichnis bekannter derartiger Fälle zu geben.

Von eigenem Materiale habe ich auch einige Beispiele davon angeführt (13, 14), daß Merkmale verschiedener Teile der Pflanze bei der Vererbung einander in der Weise begleiten, daß man als Grundlage eine Erbeinheit annehmen muß. So habe ich geltend gemacht (13, S. 75—91), daß beim Hafer eine und dieselbe Erbeinheit die Ausbildung von Ligula und die Stellung der Rispenäste beeinflussen kann. Ferner kann derselbe Hemmungsfaktor auf einmal mehrere ganz verschiedene äußere Wildhafer-Merkmale unterdrücken, nicht nur Behaarung und Begrannung, sondern auch den charakteristischen Ring, mit welchem die Ablösung der Früchte von der Achse erfolgt (14). Dieser Fall wurde als besonders beleuchtend für die Wirkung derselben Erbeinheit auf verschiedene Merkmale auch in Baurs Einführung in die experimentelle Vererbungslehre 1911, S. 103 bis 104 erörtert und illustriert.

Nun ist besonders durch die weitgehenden Untersuchungen Baurs (4) u. a. über sogenannte Faktorenreihen klar, daß auch für die oben erwähnten Fälle in den Begriff „Erbeinheit" keine andere Bedeutung

hineingelegt werden soll, als was das Wort genau aussagt, nämlich daß ein bestimmtes äußeres Merkmal bezw. mehrere Merkmale bei der Vererbung als eine Einheit auftreten. Es muß stets daran festgehalten werden, daß eine derartige „Einheit" in Wirklichkeit ein Komplex einander in bezug auf die äußere sichtbare Wirkung bedingender Faktoren, d. h. eine Faktorenreihe sein kann. In bezug auf den zuletzt erwähnten spontan wegfallenden Hemmungsfaktor beim Hafer sprechen sogar gewisse experimentelle Tatsachen bestimmt dafür, daß die äußeren, sehr starken, diskontinuierlichen und mehrartigen Unterschiede, die durch Anwesenheit und Abwesenheit des betreffenden Faktors zustandekommen, nur scheinbar von einem einzigen Faktor bedingt werden, wie ich näher ausgeführt habe (14, S. 29—34). Ähnliche Gedanken drückt CORRENS in bezug auf die *calycanthema*-Merkmale folgendermaßen aus (5, S. 467): „Denn alle die Merkmale, die den *Calycanthema*-Kelch von dem typischen Kelch unterscheiden, verhalten sich bei der Vererbung wie ein Merkmal, obwohl sie sicher durch eine ganze Anzahl eigentlich getrennter Anlagen bedingt sind."

Aufklärend auf dem Gebiete, wo eine und dieselbe Erbeinheit ganz verschiedene äußere Eigenschaften zu beeinflussen scheint, sind auch vor allem die bekannten Untersuchungen von Miss SAUNDERS (16, 17) bei *Matthiola* gewesen. Sie konnte nach langen Versuchen schließlich den endgültigen Beweis führen, daß Farbenfaktoren die Behaarung in der Weise beeinflussen, daß die Behaarungsfaktoren keine äußere Wirkung zeigen können, wenn nicht bestimmte Farbenfaktoren gleichzeitig anwesend sind. Wären nun keine Formen bekannt, bei denen die betreffenden Behaarungsfaktoren fehlen und die deshalb auch in gefärbtem Zustande unbehaart sind, so müßten Färbung und Behaarung stets einander begleiten, und man würde dann die Farbe und Behaarung auf einen einzigen, mehrseitig wirkenden Faktor zurückführen können.

Von solchen Gesichtspunkten aus verdienen alle Fälle gesehen zu werden, wo ein einfach mendelnder Unterschied gleichzeitig verschiedene äußere Merkmale umfaßt, auch der hier zu besprechende Fall, wo ein Farbenfaktor (für Gelb) eine ganz andere Eigenschaft (Begrannung) in erheblicher Weise zu beeinflussen scheint.

Einleitungsweise mag deshalb ausdrücklich betont werden, daß, wenn in der folgenden Darstellung gesagt wird, daß der Gelbfaktor gleichzeitig als Hemmungsfaktor für Begrannung auftritt, dies natürlich eine rein äußere Ausdrucksweise ist, mittels welcher zwar die Gesetzmäßigkeit des Geschehens scharf geltend gemacht, in keiner

Weise aber ein Bild der wirklichen inneren Vorgänge gegeben werden soll. Ich komme darauf am Schluß dieser Abhandlung näher zurück.

Nebenbei möchte ich denn auch bemerken, daß die genannte eventuelle Auflösung einer in verschiedenen Merkmalen sich äußernden Erbeinheit in mehrere mit Hinsicht auf ihre äußere sichtbare Wirkung einander bedingende Erbeinheiten, in Analogie mit dem Miss SAUNDERschen Falle, zwar zu einer mehr lokalisierten sichtbaren Wirkung der einzelnen Erbeinheiten, keineswegs aber zur Annahme einer Lokalisierung der Erbeinheiten selbst in der Pflanze führt.

Einleitungsweise mag schließlich im Anschluß an das Gesagte hervorgehoben werden, daß wenn im folgenden von Korrelation gesprochen wird, diese Korrelation sich nur auf die sichtbare äußere Wirkung der Faktoren, keineswegs aber auf die zugrundeliegenden inneren Faktoren selbst bezieht. Um die einheitliche Vererbung einer Anzahl äußerer Farbenmerkmale beim Mais in gewissen Fällen mit deren getrennten Vererbung in anderen Fällen in Einklang bringen zu können, hat neuerdings EMERSON (6) die Hypothese einer bisweilen vorhandenen vollständigen Verkoppelung der Erbeinheiten als Folge ihrer Verteilung auf die Chromosomen aufgestellt. Die Veröffentlichung EMERSONS erfolgte nun etwa gleichzeitig mit derjenigen Abhandlung BATESONS und PUNNETTS über „Gametic Coupling" und „Spurious Allelomorphism" (2), aus welcher endgültig hervorging, daß in Wirklichkeit weder partielle „Verkoppelung" (= Gametic Coupling) noch „Abstoßung" der Faktoren (= Spurious Allelomorphism) in früher angenommenem Sinne vorkommt. Die Unabhängigkeit der mendelschen Einheiten erfährt im Gegenteil durch die hierzu gehörigen Fälle keine prinzipielle Einschränkung. Die eigentliche Abweichung vom gewöhnlichen mendelschen Verhältnisse liegt darin, daß gewisse Gametenkombinationen in größerer Anzahl als andere gebildet werden, und diese Vergrößerung der Anzahl gewisser Gametenkombinationen erfolgt nach bestimmten Systemen.

Was nun die Abgrenzung der früher genannten Fälle korrelativer Vererbung äußerer Merkmale, die nur auf der Wirkung einer Erbeinheit oder auch mehrerer einander in bezug auf die äußere sichtbare Wirkung bedingenden Erbeinheiten beruhen, von den letztgenannten Fällen betrifft, wo äußere Merkmale in geringerem oder höherem Maße einander begleiten, weil gewisse Gametenkombinationen in größerer Anzahl als andere gebildet werden, so mag diese Abgrenzung bei höheren Systemen dieser früher genannten „Gametic coupling" unter Umständen schwierig sein, besonders wenn man nicht die entsprechenden Fälle von „Spurious Allelomorphism" im Material gefunden hat. In dem hier zu beschreiben-

den Falle deutet aber nichts darauf, daß die Korrelation der äußeren Merkmale von „Gametic Coupling" folgen würde, wogegen, wie wir sehen werden, die Analogie mit dem Miss SAUNDERschen Falle bei Levkojen mehr auffallend ist, nur mit dem Unterschied, daß die Farbenfaktoren bei Levkojen die Ausbildung von Behaarung ermöglichen, während hier umgekehrt ein Farbenfaktor die Erscheinung einer andersartigen morphologischen Eigenschaft mehr oder weniger vollständig verhindert.

Ich habe auf diesen Fall schon früher hingewiesen (14) und damals eine nähere Beschreibung desselben in Aussicht gestellt. Es war ursprünglich meine Absicht, diese Beschreibung in Zusammenhang mit der ausführlichen Darstellung des Verhaltens der Eigenschaft Begrannung beim Hafer bei meinen Kreuzungsuntersuchungen zu geben. Da aber diese Darstellung noch auf sich warten lassen muß, werde ich hiermit die wesentlichsten Tatsachen, die sich auf den betreffenden Fall beziehen, veröffentlichen.

Beim Vergleich zwischen weiß- und gelbspelzigen Individuen in der westbaltischen, in Westdeutschland, Dänemark und Südschweden lange angebauten alten Haferrasse, die gewöhnlich unter dem Namen „Propsteierhafer" geht, ist es eine auffällige, lange bekannte Tatsache, daß die gelben Individuen schwächer begrannt sind als die weißen. Bei der praktischen Züchtung in Svalöf ist dies Verhältnis schon seit langem insofern ausgenutzt worden, daß bei den Bestrebungen, eine grannenlose Propsteierrasse zu züchten, die gelben Pflanzen ausgelesen wurden und zwar mit dem Erfolg, daß eine fast gänzlich unbegrannte gelbe Rasse ziemlich leicht erhalten wurde. Diese gelbe, unbegrannte Rasse, die durch gewöhnliche wiederholte Massenauslese von grannenlosen gelben Individuen gezüchtet wurde, geht unter dem Namen Svalöfs Borstlösa (grannenlose) Propsteier. Diese Sorte ist also keine Pedigreesorte, trotzdem aber sehr konstant grannenlos und hat den grannenlosen Charakter bei etwa zwanzigjährigem Anbau durchaus behalten.

Wenn man eine große Zahl von Linien mit Ausgang von einzelnen, nicht ausgewählten Pflanzen zieht, wie ich von 1902 aus mit dem alten Propsteierhafer gemacht habe (11), dann zeigt es sich, in Übereinstimmung mit dem schon Gesagten, daß die Nachkommenschaften der gelben Pflanzen erheblich schwächer begrannt sind als die der weißen. Unter 72 beliebig ausgenommenen Pflanzen waren 14 gelbspelzig und die Nachkommenschaften derselben, die sämtlich konstant gelbspelzig blieben, zeigten im Jahre 1906 eine mittlere Begrannungsfrequenz (200 Ährchen aus einem Durchschnittsmuster jeder Nachkommenschaft untersucht) von

0 bis 27%, während die Begrannungsfrequenz der 58 weißen Nachkommenschaften (die auch sämtlich konstant weiß blieben) zwischen 0 und 98% lag. Die weißen und gelben Nachkommenschaften ordnen sich in verschiedene Grannenfrequenzklassen folgenderweise ein:

Tabelle 1. Mittlere Begrannungsfrequenz 72 ohne Auswahl ausgenommener Linien aus dem Propsteierhafer.

Spelzenfarbe der Linien	Anzahl von Linien zwischen den untenstehenden, in % ausgedrückten Grannenfrequenzklassen										Anzahl der Linien
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90 100	
gelb . . .	7	3	4								14
weiß . . .	6	8	8	1	7	4	6	7	8	3	58
Anzahl der Linien	13	11	12	1	7	4	6	7	8	3	72

Unter den weißen Linien gibt es also teils grannenlose, teils mehr oder weniger begrannte, so daß die Linien eine Reihe von Abstufungen von 0 bis fast 100% Begrannungsfrequenz darstellen. Unter den gelben Linien gibt es dagegen nur grannenlose bis schwach begrannte. Zwar sind die gelben Linien weniger zahlreich; wenn sie aber durchschnittlich ebenso stark begrannt wie die weißen gewesen wären, dann hätte man eine ganz andere, von 0—100 zerstreute Verteilung erwarten müssen. Es ist also ohne weiteres klar, daß die gelben Linien durchschnittlich erheblich seltener begrannt sind als die weißen. Auf ganz dieselbe Weise verhalten sich die zahlreichen anderen Hunderte von weißen und gelben Linien, die ich auch sonst aus dem Propsteierhafer gezogen habe.

Daß dies Verhältnis nicht zufällig ist, sondern irgend eine Korrelation zwischen Farbe und Begrannung ausdrückt, konnte gewissermaßen vorausgesagt werden. Denn obwohl beim Hafer Selbstbestäubung ganz vorwiegt, kommt jedoch Fremdbestäubung so oft vor, daß gelbe und weiße Individuen sich miteinander kreuzen, was auch dadurch bestätigt wird, daß man ab und zu Individuen aus der gemischten Rasse isoliert, die in ihrer Nachkommenschaft gelbe und weiße Individuen ausspalten. Wenn nun Farbe und Begrannung ganz unabhängig voneinander vererbende Eigenschaften wären, dann hätten sich natürlich nicht selten auch stark begrannte gelbe Linien ausgespaltet, und es hätte keinen Grund gegeben, weshalb die gelben Individuen in ihrer Gesamtheit weniger begrannt sein sollten. Es ist mir übrigens überhaupt nicht gelungen, eine stark begrannte gelbe Linie aus dem Propsteierhafer zu

isolieren. Sonst kommen jedoch gelbe Haferrassen vor, die ziemlich stark begrannt sind. Unter diesen ist z. B. der gelbe Fahnenhafer Jaune géante à grappes zu nennen.

Ganz klar wurde aber die Korrelation zwischen gelber Farbe und schwacher Begrannung durch besondere Kreuzungsexperimente, die die vollständig ausnahmlose Begleitung von gelber Farbe und schwacher Begrannung bei der Spaltung sehr deutlich zeigten.

Wie aus meinen Kreuzungsuntersuchungen Teil I (1909) S. 36—51 hervorgeht, habe ich eine Serie von Kreuzungen zwischen gelben und weißen Sorten, sowie zwischen gelben und schwarzen Sorten vorgenommen. Die gelben Linien 0375, 0380, 0386 sind alle aus dem Propsteierhafer getrennt, grannenlos oder sehr schwach begrannt. Unter den weißen und schwarzen, mit gelben gekreuzten Linien sind gewisse schwarze stark begrannt, 0401, 0450, und da die Kreuzungen mit den letzteren besonders genau untersucht und zum Teil in F_3 vollständig verfolgt worden sind, werde ich hier die Kreuzung 0375 × 0401 näher erörtern, deren Farbenspaltung in Kreuzungsuntersuchungen Teil I (1909) S. 42—45 beschrieben wurde. Die Sorte 0401 besitzt einen Schwarzfaktor S, aber keinen Gelbfaktor. Mit Hinsicht auf die Farbe ist also die Kreuzung 0375 × 0401 zu bezeichnen: sG (gelb) × Sg (schwarz).

Die Kreuzung wurde 1903 ausgeführt. F_1 1904 bestand aus 4 Individuen, die nach allgemeinen Beobachtungen schwach begrannt waren. Die Begrannungsfrequenz wurde aber nicht genau bestimmt. Die Eltern 0375 und 0401 zeigten in demselben Jahre eine mittlere Begrannungsfrequenz von 0 bezw. 65 %. F_1 war also offenbar intermediär, dem unbegrannten Elter aber näher stehend.

In F_2 1905, die aus 155 schwarzen, 43 gelb-gelblichen, 15 weißen Individuen bestand, trat wie gewöhnlich deutliche Spaltung der Begrannung ein; es wurde aber dabei offenbar, daß gelbe Farbe und schwache Begrannung wieder einander begleiteten. Von F_2 wurden alle einigermaßen gut entwickelten 185 Pflanzen (131 schwarz, 16 gelb, 23 gelblich, 15 weiß) in F_3 separat vermehrt, nachdem ihre Begrannungsfrequenz[1]) usw. genau bestimmt worden war. Bei den 16 rein gelben Individuen schwankte die Begrannung zwischen 0 und 15 %, bei den 131 schwarzen dagegen zwischen 0 und 100 %, bei den rein weißen, die in F_2 der Kreuzung von schwarz (Sg) mit gelb (sG) zu $^1/_{16}$ entstehen müssen, ebenfalls zwischen 0 und 100 %, wie folgende Tabelle näher zeigt:

[1]) Die Begrannungsfrequenz der F_2-Pflanzen wurde durch Untersuchung sämtlicher Ährchen jeder Pflanze bestimmt; bei den F_3-Nachkommenschaften ebenso wie bei den Eltern wurde eine Durchschnittsprobe von 200 Ährchen untersucht.

Tabelle 2. Kreuzung 0375 × 0401.

Begrannungsfrequenz der F_2-Pflanzen verschiedener Farbe.

Spelzenfarbe der F_2-Pflanzen	Anzahl von F_2-Pflanzen zwischen den untenstehenden, in % ausgedrückten Begrannungsfrequenzklassen										Summe F_2-Pflanzen
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90 100	
schwarz . .	58	13	10	14	10	7	3	6	6	4	131
gelb . . .	15	1									16
gelblich . .	12	1	4	2	1	1		1		1	23
weiß . . .	4			2	1		5	2		1	15
Summe F_2-Pflanzen	89	15	14	18	12	8	8	9	6	6	185

Die Begrannungsfrequenz war in demselben Jahre bei dem gelben Elter 0 %, bei dem schwarzen 54 %.

Schon bei der Gruppierung der Individuen in verschiedene Farbenkategorien wurde augenmaßlich annotiert, daß die weißen Individuen am allerstärksten begrannt waren. Auf der Tabelle mit genau bestimmter Begrannungsfrequenz kommt dies Verhältnis, soweit allerdings die ziemlich kleine Individuenzahl der weißen Pflanzen einen Vergleich zuläßt, in der Weise zum Ausdruck, daß bei der weißen Gruppe die Hälfte der Pflanzen eine höhere Begrannungsfrequenz als 50 % erweist, während dies bei der schwarzen Gruppe nur mit etwa einem Fünftel (26 von 131) der Fall ist.

Woher dies kommt, wurde erst durch vollständige Untersuchung der F_3 klar. Sämtliche 185 F_2-Pflanzen wurden auf ebensovielen verschiedenen Reihen separat vermehrt. Wie in meinen Kreuzungsuntersuchungen I 1909, S. 44, dargestellt worden ist, wurde dann die Farbenvererbung in Übereinstimmung mit dem theoretisch erwarteten Verhältnisse die folgende:

Von den 131 schwarzen F_2-Pflanzen:	Theoretisch erwartete Proportion
erwiesen sich 45 als konstant schwarz in der Nachkommenschaft,	4
spalteten 20 in schwarz, gelb	2
„ 43 „ schwarz, gelb, weiß	4
„ 23 „ schwarz, weiß;	2
Die 16 rein gelben blieben sämtlich konstant gelb;	1
Die 23 gelblichen spalteten sämtlich in gelb-weiß;	2
Die 15 rein weißen blieben sämtlich konstant weiß.	1

Diese Farbenspaltung kommt so zustande, wie das untenstehende Schema zeigt.

♂ \ ♀ →	SG	Sg	sG	sg
SG	1	2	3	4
Sg	5	6	7	8
sG	9	10	11	12
sg	13	14	15	16

Durch Kreuzung von einer schwarzen Sorte, die den Gelbfaktor nicht besitzt (SSgg) mit einer gelben Sorte (ssGG), entstehen auf der F_1-Pflanze vier Arten von Gameten (♀ und ♂) SG, Sg, sG und sg, die in 16 Verbindungen treten. Die Verbindung 1 (SG × SG; vgl. das Schema) gibt ein schwarzes Individuum, das auch gelb gefärbt ist (die gelbe Farbe ist aber unsichtbar, von der schwarzen verdeckt), und dies Individuum bleibt konstant schwarz (+ gelb) in F_3. Die Individuen aus Verbind. 2, 5, 6 werden schwarz und bleiben konstant schwarz, wogegen die gelbe unsichtbare Farbe bei den Nachkommenschaften von 2 und 5 spaltet. Die Verbindungen 3 und 9 (SG × sG) geben schwarze Individuen mit der gelben Farbe verdeckt, heterozygotisch in schwarz, aber homozygotisch in gelb, und diese Individuen müssen in ihrer Nachkommenschaft in 3 schwarz: 1 gelb aufspalten. Die aus den Verbindungen 4, 7, 10, 13 stammenden Individuen sind heterozygotisch in beiden Faktoren und spalten wieder in schwarz, gelb-weiß auf; diejenigen aus den Verbindungen 8 und 14 werden schwarz und ergeben in der Nachkommenschaft Spaltung nur in schwarz und weiß. Das gelbe Individuum aus Verbindung 11 bleibt konstant gelb, die gelblichen aus Verbindungen 12 und 15 spalten in gelb-weiß, und das sechszehnte Individuum schließlich wird weiß und bleibt konstant weiß. Die gute Übereinstimmung mit dem theoretisch erwarteten Verhältnisse zwischen den verschiedenen Kategorien (4 : 2 : 4 : 2 : 1 : 2 : 1) ist offenbar, wenn man nur berücksichtigt, daß nicht alle F_2-Pflanzen ausgesät wurden (von den schwarzen eine relativ geringere Zahl als von den übrigen).

Auf Grund des Verhaltens ihrer Nachkommenschaft kann man also jetzt die F_2-Pflanzen in Gruppen verteilen: diejenigen F_2-Pflanzen, die in schwarz-gelb aufspalten, haben die Konstitution SsGG usw., nach der folgenden Übersicht:

F_3-Nachkommenschaften	F_2-Pflanzen
Konstant schwarz	SSGG
„ „	SSGg
„ „	SSgg
Spaltend schwarz, gelb	SsGG
„ „ gelb-weiß	SsGg
„ „ weiß	Ssgg
Konstant gelb	ssGG
Spaltend gelb-weiß	ssGg
Konstant weiß	ssgg

Die drei Gruppen der konstant schwarzen müssen aber äußerlich in eine Gruppe zusammengefaßt werden, weil die schwarze Farbe das Verhalten des Gelbfaktors verdeckt.

Das Verhalten der verschiedenen Kategorien von F_2-Pflanzen in bezug auf Begrannung wird durch Tab. 3—9 gezeigt, die gleichzeitig die durchschnittliche Begrannung der entsprechenden F_3-Nachkommenschaften angeben.

Tabelle 3. Kreuzung 0375 × 0401. Konstant schwarze F_3-Nachkommenschaften. F_2-Pflanzen = SSGG, SSGg und SSgg.

Begrannungsfrequenz der F_2-Pflanzen %	Begrannungsfrequenz der F_3-Nachkommenschaften %										Summe F_2-Pflanzen
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
0	7	5	1	3								16
10			2	2		1						5
20				1	1	1						3
30			1	2	2	1	1	1				8
40					3	1						4
50					1			2				3
60							1					1
70							1					1
80								1	1	2		4
90												
100												
Summe F_3-Nachk.	7	5	4	8	7	4	3	4	1	2		45

Tabelle 4. Kreuzung 0375 × 0401. In schwarz, gelb spaltende F_3-Nachkommenschaften. F_2-Pflanzen = SsGG.

Begrannungsfrequenz der F_2-Pflanzen %	Begrannungsfrequenz der F_3-Nachkommenschaften %											Summe F_2-Pflanzen
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
0	13	3	1	3								20
10												
20												
30												
40												
50												
60												
70												
80												
90												
100												
Summe F_3-Nachk.	13	3	1	3								20

Tabelle 5. Kreuzung 0375 × 0401. In schwarz, gelb-weiß spaltende F_3-Nachkommenschaften. F_2-Pflanzen = SsGg.

Begrannungsfrequenz der F_2-Pflanzen %	Begrannungsfrequenz der F_3-Nachkommenschaften %											Summe F_2-Pflanzen
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
0	7	4	3	1		1						16
10		1	3	1	2							7
20			1		2	2	1					6
30			2	3								5
40				1		1		1				3
50										1		1
60							2					2
70						1	1					2
80												
90											1	1
100												
Summe F_3-Nachk.	7	5	9	6	4	5	4	1	1	1		43

Tabelle 6. Kreuzung 0375 × 0401. In schwarz, weiß spaltende F_3-Nachkommenschaften. F_2-Pflanzen = Ssgg.

Begrannungsfrequenz der F_3-Pflanzen %	Begrannungsfrequenz der F_3-Nachkommenschaften %										Summe F_2-Pflanzen
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
0	1	3	2									6
10					1							1
20						1						1
30							1					1
40								3				3
50								2	1			3
60												
70								1	1	1		3
80									1	1		2
90											3	3
100												
Summe F_3-Nachk.	1	3	2	1	1	1	6	3	2	3		23

Tabelle 7. Kreuzung 0375 × 0401. Konstant gelbe F_3-Nachkommenschaften. F_2-Pflanzen = ssGG.

Begrannungsfrequenz der F_2-Pflanzen %	Begrannungsfrequenz der F_3-Nachkommmenschaften %										Summe F_2-Pflanzen
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
0	14	1										15
10				1								1
20												
30												
40												
50												
60												
70												
80												
90												
100												
Summe F_3-Nachk.	14	1	1									16

Tabelle 8. Kreuzung 0375 × 0401. In gelb-weiß spaltende F_3-Nachkommenschaften. F_2-Pflanzen = ssGg.

Begrannungsfrequenz der F_3-Pflanzen %	Begrannungsfrequenz der F_3-Nachkommenschaften %											Summe F_2-Pflanzen
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
0	3	3	3	3								12
10				1								1
20					3	1						4
30					2							2
40		1										1
50								1				1
60												
70							1					1
80												
90							1					1
100												
Summe F_3-Nachk.	3	4	3	4	5	3		1				23

Tabelle 9. Kreuzung 0375 × 0401. Konstant weiße F_3-Nachkommenschaften. F_2-Pflanzen = ssgg.

Begrannungsfrequenz der F_3-Pflanzen %	Begrannungsfrequenz der F_3-Nachkommenschaften %											Summe F_2-Pflanzen
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
0		2				1			1			4
10												
20												
30							1	1				2
40								1				1
50												
60								3	1	1		5
70							1			1		2
80												
90										1		1
100												
Summe F_3-Nachk.		2				1	2	5	2	3		15

Wenn man nun die Begrannung dieser verschiedenen Kategorien von F_2-Pflanzen untersucht, so findet man zuerst auf Tab. 7, daß sämtliche 16 ssGG-F_2-Pflanzen (die genau den als rein gelb bezeichneten F_2-Pflanzen entsprechen) sehr schwach begrannt sind: 15 Pflanzen haben eine Begrannung von 0—10 % und nur eine Pflanze kommt in die folgende Klasse, mit 10—20 %. Im schroffen Gegensatze dazu stehen die 15 F_2-Pflanzen, bei denen der Gelbfaktor fehlt, ssgg (Tab. 9). Unter diesen gibt es schwach begrannte — sehr stark begrannte, und sogar die Hälfte (8) haben eine stärkere Begrannung als 50 %. Eine Mittelstellung nehmen die ssGg-Pflanzen ein (Tab. 8). Auch bei diesen gibt es schwach und stark begrannte Formen, aber die letzteren sind in großer Minorität: nur 3 (= etwa $^1/_8$) zeigen eine größere Begrannungsfrequenz als 50 %. Die meisten ssGg-Pflanzen stehen demnach zweifellos den ssGG-Pflanzen näher als den ssgg-Pflanzen.

Bei allen Individuen, die den Gelbfaktor homozygotisch, d. h. zweimal, enthalten, wird also die Begrannung stark unterdrückt. Der Gelbfaktor bewirkt nicht nur gelbe Farbe, sondern wirkt gleichzeitig als ein Hemmungsfaktor auf die Begrannung. Wo der Gelbfaktor heterozygotisch, d. h. nur einmal enthalten ist, ist diese Unterdrückung nicht so stark, aber immerhin deutlich vorhanden.

Ganz paralleles Verhalten zeigen nun die schwarzen F_2-Pflanzen, je nachdem der Gelbfaktor bei ihnen vorhanden ist oder nicht. Bei den homozygotisch schwarzen SS-Pflanzen können wir zwar nicht die drei Gruppen unterscheiden, die den Gelbfaktor zweimal, einmal oder gar nicht enthalten, SSGG, SSGg, SSgg, wohl aber bei den heterozygotisch schwarzen, SsGG, SsGg und Ssgg, weil diese in ihrer Nachkommenschaft auf verschiedene Weisen aufspalten, bezw. in schwarz, gelb; schwarz, gelb-weiß; schwarz, weiß. Wir finden nun aus der Tabelle 4, daß die schwarzen SsGG-Pflanzen, die den Gelbfaktor homozygotisch enthalten, sämtlich die niedrigste Begrannungsfrequenz zeigen, gerade so wie die homozygotisch gelben ssGG-Pflanzen (Tab. 7); sämtliche 20 Pflanzen zeigen eine Begrannungsfrequenz von 0—10 %. Wo der Gelbfaktor heterozygotisch vorhanden ist, SsGg (Tab. 5), ist das Verhältnis ganz so wie bei den heterozygotisch gelben ssGg-Pflanzen (Tab. 8): wir finden zwar fast alle Kategorien von Begrannungsfrequenz, von schwach begrannten bis sehr stark begrannten: die letzteren sind aber in großer Minorität, indem von 43 Pflanzen nur 6 (= etwa $^1/_7$) eine höhere Begrannung als 50 % aufweisen. Und schließlich stimmen die Mutterpflanzen der in schwarz, weiß spaltenden F_3-Nachkommenschaften, d. h. die Ssgg-Pflanzen (Tab. 6), bei denen

der Gelbfaktor vollständig fehlt, ganz mit den entsprechenden weißen ssgg-Pflanzen (Tab. 9) überein, indem hier etwa die Hälfte der Pflanzen den höheren Begrannungsklassen (über 50 %) gehören.

Es ist somit nur der gelbe Farbenfaktor, der die Begrannung in erheblicher Weise unterdrückt. Eine die Begrannung abschwächende Wirkung des schwarzen Farbenfaktors ist den Tabellen nicht abzulesen: die Ssgg-Pflanzen verhalten sich wie die ssgg-Pflanzen usw. Ausgeschlossen ist jedoch nicht, daß der Schwarzfaktor eine nur sehr geringe Wirkung in der gleichen Richtung hat; es ließe sich dies nur durch viel größeres Material statistisch zeigen.

Es ist jetzt, nach Untersuchung der F_3, ganz verständlich, weshalb die weißen F_2-Pflanzen im Durchschnitt am stärksten begrannt sind, mehr als die schwarzen, was bei der ersten Untersuchung der F_2 im Jahre 1905 gleich auffiel (vergl. S. 43) und durch Tab. 2 näher gezeigt wird. Von den 131 schwarzen F_2-Individuen enthalten die meisten (etwa 100) den Gelbfaktor einfach oder zweimal, und die Folge davon muß eine durchschnittlich schwächere Begrannung bei den schwarzen Pflanzen im Vergleich mit den weißen sein.

Die Einwirkung des Gelbfaktors auf die Begrannung der F_2-Pflanzen ist somit ganz einleuchtend. Die für die verschiedenen, der Untersuchung zugänglichen Kategorien von homozygotischen GG- und gg-Pflanzen (ssGG, SsGG, sggg und Ssgg) gefundenen Begrannungszahlen sind gerade so, wie sie zu erwarten sind, wenn ein unbedingter Zusammenhang zwischen dem Gelbfaktor und der Begrannungsfrequenz existiert. Sobald der Gelbfaktor zweimal vorhanden ist, wird die Begrannungsfrequenz vollständig regelmäßig und höchst wesentlich herabgedrückt.

Es sei damit jedoch keineswegs gesagt, daß die in F_2 ausgespalteten GG-Individuen regelmäßig ganz ebenso niedrige Begrannungsfrequenz wie der gelbe Elter 0375 bekommen. Im Gegenteil ist das sicherlich nicht der Fall, denn die Begrannung des Elters 0375 war im F_2-Jahre (1905) 0 %, die der ausgespalteteten ssGG- und SsGG-Individuen dagegen teilweise höher. Von den 16 ssGG-Individuen waren zwar die meisten (12) ganz grannenlos, 3 zeigten eine Begrannung niedriger als 5 %, 1 eine Begrannung zwischen 10 und 15 %. Von den 20 SsGG-Individuen waren 14 ganz unbegrannt; bei 4 Individuen war die Begrannung niedriger als 5 % und bei 2 zwischen 5 und 10 % gelegen. Die am stärksten begrannten gelben F_2-Individuen ergaben auch in ihrer Nachkommenschaft eine stärkere Begrannung als die übrigen (die 2 letztgenannten Pflanzen somit 30—40 %), d. h. die

kleine Variation an Begrannung zwischen den gelben F_2-Individuen war deutlich erblicher Art. Im F_3-Jahre 1908 war die Begrannung des gelben Elters 0375 2%.

Es ist dies aber durchaus nichts anderes, als was gerade zu erwarten ist, denn die Begrannung wird hier wie sonst zweifellos von mehreren anderen Faktoren als vom Gelbfaktor beeinflußt. Wie ich früher gezeigt habe (12), ist es bei Kreuzungen von mehr und weniger begrannten Formen eine allgemeine Erscheinung, daß Kombinationen, stärker oder weniger begrannt als beide Eltern, ausgespaltet werden. Dasselbe ist auch hier offenbar der Fall, denn von den F_2-gg-Pflanzen, seien diese schwarz oder weiß, sind mehrere stärker begrannt (80 bis 100%) als der gg-Elter 0401 mit 54% und stellen dabei keineswegs nichterbliche, zufällige Modifikationen dar, sondern vererben deutlich die stärkere Begrannung in ihren F_3-Nachkommenschaften (vergl. Tab. 6 und 9; der Elter 0401 zeigte im F_3-Jahre, 1908, eine Begrannungsfrequenz von 55%). Wenn nun der Gelbfaktor überall etwa die gleiche Hemmungswirkung ausübt, so müssen natürlich die Kombinationen mit etwa 80—100% Begrannung, auch wo der Gelbfaktor zukommt, eine größere Begrannung als die Kombinationen mit etwa 50% aufweisen, d. h. wir müssen auch unter den GG-Individuen solche erwarten, die stärker begrannt sind als der GG-Elter 0375. Diese Transgressionen in den GG-Gruppen treten nun nicht nur bei den F_2-Pflanzen, sondern auch und sogar noch deutlicher ausgeprägt bei den F_3-Nachkommenschaften hervor[1]).

Bei den heterozygotischen Gg-Pflanzen, mit nur einfach vorhandenem Gelbfaktor, ist die Wirkung auf die Begrannungsfrequenz nicht nur schwächer, wie oben hervorgehoben wurde, sondern auch mehr unregelmäßig, indem zwar die Mehrzahl der betreffenden Pflanzen verhältnismäßig schwach begrannt ist, aber auch stark begrannte Pflanzen vorkommen, wie Tab. 5 und 8 zeigen. Eine derartige unregelmäßige Ausbildung von Heterozygoten ist aber keine Seltenheit, und von Interesse ist, daß auch die gelbe Farbe selbst (nach Kreuzungen gelb × weiß; vergl. 13, S. 38—40) bei den F_2-Heterozygoten in ihrer Ausbildung stark schwankt. Bei dieser Kreuzung wurden jedoch alle ssGg-Pflanzen der F_2 als „gelblich", d. h. intermediär zwischen gelb und weiß (obwohl in etwas ungleichem Maße) bezeichnet.

[1]) Dies ist nur eine Folge der stärkeren Begrannung des F_3-Jahres 1908. In schwachen Begrannungsjahren nähern sich die Begrannungsfrequenzen mehr 0%, d. h. der Unterschied vom unbegrannten Elter wird (äußerlich) geringer.

Über die Begrannung der F_3-Nachkommenschaften, die auch aus Tab. 3—9 hervorgeht, ist wenig zu bemerken. Sie steht überall in deutlicher Übereinstimmung mit der Begrannung der Mutterpflanzen, nur wenn man dabei in Betracht nimmt, daß der spezifische Grad von Ausbildung der Eigenschaft bei einem Individuum hier wie immer teils von seinem erblichen Charakter, teils von äußeren modifizierenden Faktoren bestimmt wird. Deutlich ist ferner, daß die Begrannungsfrequenz bei den F_3-Nachkommenschaften durchgehends etwas größer ist als bei den betreffenden F_2-Pflanzen, was aber nur mit der stärkeren Begrannungsfrequenz des F_3-Jahrganges zusammenhängt. Der feste Zusammenhang zwischen dem Gelbfaktor und der Begrannungsfrequenz wird durch das Verhalten der F_3-Nachkommenschaften nur bestätigt.

Auf Tab. 10 ist das Verhalten sämtlicher F_2-Pflanzen und ihrer Nachkommenschaften zusammengestellt.

Tabelle 10. Kreuzung 0375 × 0401. Begrannungsfrequenz sämtlicher F_2-Pflanzen und ihrer Nachkommenschaften.

Begrannungsfrequenz der F_2-Pflanzen %	Begrannungsfrequenz der F_3-Nachkommenschaften %											Summe F_2-Pflanzen
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
0	45	21	10	10		2			1			89
10		1	6	5	2	1						15
20			1	1	7	4	1					14
30			3	5	4	2	2	2				18
40		1		1	3	2	3	2				12
50					1		2	4	1			8
60							3	3	1	1		8
70						2	4	1	1	1		9
80								2	2	2		6
90						1				5		6
100												
Summe F_3-Nachk.	45	23	20	22	17	14	15	14	6	9		185

Der Zusammenhang zwischen dem Gelbfaktor und der fehlenden bezw. geringen Behaarung zeigte sich nicht nur bei der jetzt beschriebenen Kreuzung, sondern in gleichem Maße bei anderen Kreuzungen, wo 0375 oder andere ähnliche, grannenlose, gelbe Linien, 0380, 0386,

einerseits und stark begrannte schwarze oder weiße Linien andererseits eingingen. Bei der Kreuzung 0375 × 0450[1]) (vergl. 13, S. 45) zeigten die konstant bleibenden gelben F_2-Pflanzen eine Begrannung von 0% oder niedriger als 5%. Bei Kreuzungen von den gelben grannenlosen Linien 0380 und 0386 mit den weißen begrannten 0353 und 0512 (vergl. 13, S. 37) waren auch die als rein gelb bezeichneten F_2-Pflanzen ausnahmlos unbegrannt oder schwach begrannt. Die letzten beiden Kreuzungen wurden aber in F_3 nicht verfolgt, wodurch allein die homozygot gelben F_2-Pflanzen mit Sicherheit angegeben werden können. Jedenfalls ist aber die Beziehung zwischen gelber Farbe und Grannenlosigkeit bezw. schwacher Begrannung auch hier ganz offenbar.

Bevor ich nun darauf eingehe, wie der Zusammenhang zwischen Farbe und Begrannung eigentlich zu deuten ist, mag zuerst auf einen anderen Punkt allgemeinen Interesses nebenbei hingewiesen werden. Es geht aus der gegebenen Darstellung klar hervor, daß der Gelbfaktor seine begrannungshemmende Wirkung gleich vollständig und regelmäßig ausübt, ob äußerlich sichtbar oder nicht sichtbar, vom Schwarzfaktor verdeckt. In der Nachkommenschaft eines schwarzen S8Gg-Individuums sieht man die Spaltung der gelben Farbe gar nicht, wohl aber die Spaltung der Begrannung, indem unbegrannte schwarze Individuen (mit gelb) und begrannte schwarze Individuen (ohne Gelb) gebildet werden. M. a. W. der Gelbfaktor äußert sich in solchem Falle nur als ein Begrannungsfaktor. Derartige Erscheinungen dürften bei Erblichkeitsanalysen überhaupt besondere Beachtung verdienen. Ebenso wie die Erblichkeitsforschung einerseits eine den äußeren Eigenschaften zugrunde liegende immer größere Anzahl von Erbfaktoren hat nachweisen können, ebenso dürften sich andererseits die Fälle immer fort vermehren, wo Merkmale, die anscheinend von verschiedenen Faktoren abhängen, doch im Grunde nur von einem einzigen bedingt werden. Große Vielfältigkeit von Faktoren, aber auch Vielfältigkeit in der Wirkung jedes einzelnen Faktors, das wird ein immer stärkerer Eindruck, den man aus dem wachsenden Tatsachenmaterial der Erblichkeitsforschung bekommen muß.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben, ist allerdings stets in Betracht zu nehmen, ob nicht die vielseitige Wirkung eines Faktors nur scheinbar und in Wirklichkeit auf mehrere verschiedene, bei der Vererbung unabhängige, aber äußerlich einander bedingende Faktoren zurückzuführen sei. Im Falle Miss SAUNDERS' bei *Matthiola* ist das

[1]) Linie, noch etwas stärker begrannt als 0401.

letztere, wie gesagt, zweifellos. Wie verhält sich denn wohl die Sache in dem hier besprochenen Falle? Wird die gelbe Farbe und die damit folgende Begrannungshemmung von einem einzigen Faktor bewirkt? Oder gibt es, in Analogie mit dem Falle bei Miss SAUNDERS' Versuchen, zwei bei der Vererbung unabhängige Faktoren, einen Gelbfaktor und einen Hemmungsfaktor für Begrannung, welcher letztere äußere sichtbare Wirkung nur dann zeigen kann, wenn der Gelbfaktor gleichzeitig vorhanden ist?

Ohne diese Frage ganz definitiv beantworten zu wollen, möchte ich nur geltend machen, daß keine Tatsachen für die zweite Alternative sprechen, weshalb ich, wie schon der Titel der Abhandlung angibt, vorläufig und mit der einleitungsweise gemachten Reservation die erste Alternative festhalten muß. Mit Annahme der zweiten Alternative müßte der in Frage gestellte besondere Hemmungsfaktor für Begrannung nicht nur bei den beiden Eltern 0375 und 0401, sondern auch bei sämtlichen mit 0375 und anderen gelben Linien gekreuzten stark begrannten weißen und schwarzen Linien, sowie bei allen zahlreichen untersuchten gelben Linien aus Propsteierhafer vorhanden sein[1]) und das ist nicht wahrscheinlich oder jedenfalls eine unnötig komplizierte Annahme. Bei der oben (S. 40) erwähnten gelben Sorte Svalöfs Borstlösa Propsteier tauchen ab und zu vereinzelte weiße Individuen (zweifellos infolge spontanen Wegfallens des Gelbfaktors; vergl. 15) neu auf; diese weißen Individuen sind, gerade wie zu erwarten ist, oft begrannt, wogegen man stets vergeblich nach begrannten gelben Individuen sucht. Andererseits sind, wie schon oben gesagt, ziemlich stark begrannte gelbe Haferformen nicht ganz unbekannt, welche verdienen, näher untersucht zu werden. Eine solche Linie 0101, aus der Sorte Jaune géante à grappes, kommt auch in meinen Versuchen vor. Von diesen Fällen scheint mir aber das oben über das Verhalten der grannenlosen gelben Linien Gesagte nicht aufgehoben werden zu können.

Die tatsächlich bestehende hier erörterte Korrelation zwischen gelber Farbe und gehemmter Begrannung ist demnach am zwanglosesten so zu deuten, daß der Gelbfaktor gleichzeitig als Hemmungsfaktor für Begrannung auftritt. Unter den bisher bekannten entsprechenden Fällen scheint der von THROW bei Senecio gefundene die größte Ähnlichkeit darzubieten (vergl. oben S. 37), nur mit dem Unterschied, daß in THROWS Versuchen ein gewisser Faktor gleichzeitig als Verstärkungs-

[1]) Denn sonst hätte man stark begrannte gelbe Individuen, bezw. Linien finden müssen!

faktor einer ganz anderen Eigenschaft wirksam ist, während hier ein in einer Richtung positiv auftretender Faktor auf eine andere äußere Eigenschaft hemmend einwirkt.

Literatur.

1. Bateson, W. Mendel's principles of heredity. Cambridge 1909.
2. — und Punnett, R. C. On gametic series involving reduplication of certain terms. Journ. of genetics **1** 1911, S. 293—302.
3. Baur, E. Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum. Zeitschr. indukt. Abst.- und Vererbungslehre **3** 1910, S. 34—98.
4. — Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911.
5. Correns, C. Einige Bastardierungsergebnisse mit anomalen Sippen. Jahrb. wiss. Bot. **41** 1905, S. 458—484.
6. Emerson, R. A. Genetic correlation and spurious allelomorphism in maize. 24 Ann. Rep. of the Nebraska Agricult. Experim. Station, 1911, S. 59—90.
7. Gregory, R. P. Experiments with Primula sinensis. Journ. of genetics **1** 1911, S. 73—132.
8. Heribert-Nilsson, N. Die Variabilität der Oenothera Lamarckiana und das Problem der Mutation. Zeitschr. indukt. Abst.- und Vererbungslehre **8** 1912, S. 89—231.
9. Johannsen, W. Om nogle Mutationer i rene Linier. Biolog. Arbejder tilegnede Eug. Warming, 1911, S. 127—138.
10. Lock, R. H. The present state of knowledge of heredity in Pisum. Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya **4** 1908, S. 93—111.
11. Nilsson-Ehle, H. Om lifstyper och individuell variation. Bot. Notiser 1907, S. 113—140.
12. — Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. Bot. Notiser 1908 S. 257—294.
13. — Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen (I). Lunds Universitets Årsskrift, N. F. Afd. 2, Bd. **5**, Nr. 2, 1909.
14. — Über Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. Zeitschr. indukt. Abst.- und Vererbungslehre **5** 1911, S. 1—37.
15. — Spontanes Wegfallen eines Farbenfaktors beim Hafer. Verhandl. d. naturforsch. Verein. Brünn **49** 1911, S. 139—156.
16. Saunders, E. R. In Reports to the Evolution Committee **3** 1908, S. 38—53.
17. — Further contribution to the study of the inheritance of hoariness in stocks (Matthiola). Proceed. Roy. Soc. B. **85** 1912, S. 540—545.
18. Throw, A. H. On the inheritance of certain characters in the common groundsel—Senecio vulgaris Linn. — and its segregates. Journ. of genetics **2** 1912, S. 241—276.

Kleinere Mitteilungen.

Über das vererbungstheoretische Interesse der Chimären.

Eine kleine Rechtfertigung.

In seiner lehrreichen Abhandlung „Chimärenforschung als Methode der Biologie" (Sitz. Ber. d. phys.-med. Ges. z. Würzburg Jahrg. 1913) äußert sich Herr Prof. Dr. Hans Winkler folgendermaßen: „In vererbungstheoretischer Hinsicht haben die Propfbastarde ohne Zweifel sehr viel an Interesse verloren, seitdem es sich herausgestellt hat, daß sie Chimären sind: . . . . Indessen ist es doch wohl zu weit gegangen, wenn Johannsen (in der eben erschienenen 2. Auflage seiner „Elemente der exakten Erblichkeitslehre", Jena. 1913, S. 620) sagt: „Diese in vielen Beziehungen interessanten Bildungen haben als solche kein Interesse für die Vererbungsforschung, indem die vorhandenen Biotypen sich nicht gegenseitig genotypisch beeinflussen." Und Winkler bespricht darauf die Bedeutung der Chimären als Belege für die Auffassung, „daß der Genotypus [gewöhnlich] durch die Lebenslage nicht verändert wird". In vollster Übereinstimmung mit Winkler in der Realität habe ich jedoch in meinem Buche schon S. 448—451 diese Sache anläßlich der Meme-Spekulationen eingehend besprochen! Die Äußerung S. 620, wo von Heterozygoten die Rede ist, erklärt sich ganz von selbst, wenn man mein Buch wirklich studiert. Dort lasse ich nämlich die Chimären „gehen", nachdem sie S. 447—451 zur Genüge ihre „Pflicht getan" haben. Die Chimären haben ja doch „als solche" nichts mit Vererbung — etwa wie die Heterozygoten — zu tun; physiologisch sind sie ja wirklich nicht Bastarde. Über diesen Namen zu streiten, fällt mir aber nicht ein. W. Johannsen.

Bemerkungen zu Sven Ekmans Arbeit über Artbildung.

In einer soeben publizierten Arbeit[1]) hat Herr Sven Ekman mich in der liebenswürdigsten Weise durch Betrachtungen über Genotypen und vermeintliche „Verschiebungen" derselben herausgefordert. Ich möchte diese

[1]) Artbildung bei der Copepodengattung *Limnocalanus* etc. (Diese Zeitschrift 1913, Bd. 11, S. 39. Vergl. auch die supplierende Arbeit in Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie Bd. 6, Heft 4/5, 1913.)

Provokation nicht ganz ignorieren, weil es vielleicht mißverstanden werden könnte. Es ist aber gar nicht nötig, eine nähere Diskussion anzufangen, indem ich sofort zugeben kann, daß, hätte ich mit irgend einem botanischen wildwachsenden Objekt nur in ähnlicher, ganz oberflächlicher Weise gearbeitet wie Herr Ekman, wäre ich unzweifelhaft sehr leicht zu seiner Auffassung gekommen. Das reine Studium der Variationen natürlicher Populationen einer Gruppe von „Spezies" an verschiedenen Standorten ist aber, wie ich immer wieder hervorgehoben habe, für das Verständnis der genotypischen Beziehungen ganz irrelevant! Das prätentiöse „exakte" der Forschungsrichtung, die ich zu fördern bestrebt war, liegt wahrlich nicht wesentlich in der Verwendung von mehr oder weniger feiner Messung usw. der Inviduen-Reihen — wie Herr Ekman zu denken scheint — sondern vor allem in der Beschaffung des Materials, in der experimentellen Populationsanalyse mittels Reinkultur. Wo eine solche experimentelle Analyse und vergleichende Kulturen fehlen — wie in der rein deskriptiven Arbeit des Herrn Ekman — fehlt wirklich auch jedes Recht das Material für eine Diskussion der vorliegenden Frage zu verwenden; denn das Material kann alsdann, als völlig unkontrolliert, gar nichts entscheiden!

Ich verweise übrigens auf die kürzlich erschienene zweite Auflage meiner „Elemente der exakten Erblichkeitslehre", wo gewisse Mißverständnisse verschiedener naturhistorischer Autoren behandelt sind, und wo anläßlich der schönen Untersuchungen Nilsson-Ehles über Kontinuität und Diskontinuität, eine Diskussion dieser Fragen gegeben ist. Hätte Herr Ekman diese Angaben berücksichtigen können, wäre er wahrscheinlich mehr vorsichtig in seinen Äußerungen gewesen; und auch seine nicht ganz richtige Verwendung des Wortes „Genotypus" wäre vermieden. Aber dies kann natürlicherweise nicht ein Vorwurf gegen Herr Ekman sein, dessen weitere und hoffentlich vertiefte Forschung ich mit Interesse entgegensehe.

W. Johannsen.

Über die Vererbung der Blütenfarbe von *Lupinus mutabilis* Swt.

Von Dr. **Birger Kajanus** (Landskrona, Schweden).

(Eingegangen am 27. Oktober 1913.)

Im Jahre 1911 erhielt ich von der Firma Vilmorin-Andrieux (Paris) ein kleines Muster von *Lupinus mutabilis* und säte die Samen, die alle gleichartig (weiß) waren, in demselben Jahre aus. Die gezogenen Pflanzen gehörten bezüglich der Blütenfarbe zu zwei Typen, einem blauen und einem weißen, boten aber sonst keinerlei Unterschiede dar. Bei dem blauen Typus waren die Flügel und die seitlichen Partien der Fahne blau, die übrigen Teile der Blüten mit Ausnahme eines gelben Fleckes in der Mitte der Fahne zuerst weiß, dann violettrot; die Blüten des weißen Typus waren außer dem

gelben Flecke anfangs gänzlich weiß, sodann violettrot. Sechs Pflanzen, drei mit blauen und drei mit weißen Blüten, wurden ohne vorherige Isolierung separat geerntet. Zwei der blaublühenden ergaben nach Saat im Frühjahr lauter ähnliche Pflanzen, der nach der dritten erhaltene Bestand spaltete dagegen in 40 blaublühende und 14 weißblühende, also im Verhältnis 2,9 : 1. Die nach den drei weißblühenden Pflanzen gezogenen Bestände blühten hauptsächlich weiß, einige Individuen aber blau. Die weißblühenden Pflanzen dieser drei Bestände wurden im Knospenstadium entfernt; Kreuzung konnte deshalb nur zwischen den blaublühenden stattfinden. Zwanzig solche wurden geerntet und ihre Samen im Frühjahr 1913 gesät. Sämtliche Nachkommenschaften spalteten in blau und weiß; die Verteilung der Farben war die folgende:

Großmutterpflanzen 1911	Mutterpflanzen 1912	Nachkommen 1913			
		blau	weiß	Summe	Verhältnis
1	1	18	4	22	4,5 : 1
	2	28	7	35	4 : 1
	3	39	11	50	3,5 : 1
2	4	25	8	33	3,1 : 1
	5	20	4	24	5 : 1
3	6	8	3	11	2,7 : 1
	7	28	11	39	2,5 : 1
	8	21	5	26	4,2 : 1
	9	25	9	34	2,8 : 1
	10	31	16	47	1,9 : 1
	11	33	7	40	4,7 : 1
	12	20	6	26	3,3 : 1
	13	26	8	34	3,2 : 1
	14	20	10	30	2 : 1
	15	21	11	32	1,9 : 1
	16	17	4	21	4,2 : 1
	17	10	4	14	2,5 : 1
	18	13	3	16	4,3 : 1
	19	20	10	30	2 : 1
	20	33	6	39	5,5 : 1
		456	147	603	3,1 : 1

Aus diesem Versuche kann man schließen, daß die blaue und die weiße Blütenfarbe bei *Lupinus mutabilis* ein mendelndes Merkmalspaar bilden. Die blaue Farbe zeigt sich dabei als vollständig dominierend, indem die Heterozygoten von den positiven Homozygoten äußerlich gar nicht zu unterscheiden sind.

Referate.

Vries, Hugo de. Gruppenweise Artbildung. Berlin. Gebrüder Borntraeger 1913.

Seit dem Erscheinen der „Mutationstheorie" hat de Vries unentwegt mit den Untersuchungen über die Oenotheren gearbeitet. Es sind indessen nicht mehr Kulturversuche mit *Oenothera Lamarckiana*, die den Gegenstand seines Interesses bilden, sondern Kreuzungen, teils zwischen dieser Art und anderen *Oenothera*-Arten, teils zwischen den Mutanten unter sich und mit ihrer Stammart.

Das Hauptresultat der zahlreichen Bastardierungen älterer *Oenothera*-Arten — schon früher in aller Kürze publiziert — ist, daß die reziproken Kreuzungen oft sehr verschieden ausfallen. Dies erklärt de Vries so, daß Eizellen und Pollenzellen verschiedene Eigenschaften besitzen, weshalb er auch solche Arten heterogam nennt. Arten dieser Klasse sind *O. biennis* (sowohl die europäische als die amerikanische Form), *O. muricata* und *O. cruciata*. Die Arten, deren reziproke Kreuzungen gleich ausfallen, nennt er isogam. Dieser Gruppe gehören *O. Hookeri, Cockerelli* und *strigosa* an. Bei Selbstbefruchtung sind die heterogamen Arten konstant, weil ja die Eizellen- und Polleneigenschaften gekreuzt werden. Eine Art A ist also eine stetige Kreuzung des Eizellenbildes A_1, und des Pollenbildes A_2. Werden nun die reziproken Bastarde heterogamer Arten gekreuzt, so wird das Produkt der einen Ausgangsart ähnlich, die andere Art wird völlig ausgeschaltet. Eine Kreuzung $(A_1 \times B_2) \times (B_1 \times A_2)$ gibt die Art A rein zurück, denn der Bastard $A_1 \times B_2$ hat das Eizellenbild A_1 und $B_1 \times A_2$ hat das Pollenbild A_2. Die doppeltreziproke Kreuzung ist also nur eine Wiedervereinigung des Eizellenbildes A_1 und des Pollenbildes A_2.

Um zu erklären, weshalb die ♂-Gameten nicht mütterliche, die ♀-Gameten nicht väterliche Eigenschaften enthalten, nimmt de Vries an, daß alle Eizellen, die väterliche Eigenschaften erhalten, zugrunde gehen, und ebenso verhalten sich alle Pollenzellen, die mütterliche Charaktere aufweisen. Tatsächlich sind auch ungefähr die Hälfte der Pollenkörner und Samenknospen rudimentär.

De Vries gibt also ein Gesamtbild der komplizierten Erscheinungen, das sehr plausibel wirkt. Durchmustert man aber die Detailversuche, findet man mehrere Tatsachen, die nicht mit der Totalauffassung stimmen. So z. B. Spaltungserscheinungen betreffs der Form und der Größe der Kronenblätter in verschiedenen Kreuzungen und ebenso Spaltung betreffs des Chlorophyllgehalts des Blattes, so daß man mehrere differente Linien betreffs dieser Eigenschaften erzielen kann. Auch sind die Sexualtypen der *O. muricata* schwer zu bestimmen und in das Schema einzufügen.

Die von de Vries aufgestellten Typen, die einem gewissen Sexualbild entsprechen sollen, können wohl nur als Durchschnittstypen, Phaenotypen,

betrachtet werden. Denn es ist sonst nicht zu verstehen, daß so verschiedene Kreuzungen als

O. muricata × *biennis Chicago*
„ × *Hookeri*
„ × *Cockerelli*
O. Hookeri × *biennis Chicago*
O. Cockerelli × „
O. Hookeri × *Cockerelli*
O. Cockerelli × *Hookeri*

eine und dieselbe Bastardform geben, nämlich den *rigida*-Typus.

Daß de Vries, um ein Experiment in Übereinstimmung mit seiner Gesamtauffassung zu bringen, bisweilen gar zu stark schematisiert, zeigt z. B. folgender Versuch. Bei der Kreuzung *O.* (*Lamarckiana* × *biennis*) × *Lamarckiana* müssen nach dem Prinzip der Heterogamie die Eigenschaften der *O. biennis* ausgeschaltet werden und reine *Lamarckiana* entstehen. Dies trifft auch zu, sagt de Vries. Aber bei der Beschreibung der Kreuzungspflanzen erwähnt er, daß diese zum Teil kleine Blüten hatten und daß ihre Narben zwischen den Antheren lagen. Sie hatten also die wesentlichen Eigenschaften, die *O. biennis* von *O. Lamarckiana* trennen, und man kann also nicht sagen, daß *O. biennis* ausgestoßen und *O. Lamarckiana* rein zurückerhalten ist.

Das Verhalten der älteren *Oenothera*-Arten bei Kreuzung mit *O. Lamarckiana* wird ausführlich besprochen. Gewöhnlich entstehen hierbei zwei Typen in F_1 entweder die schon früher beschriebenen *lata*- und *velutina*-Typen, oder zwei Typen, die *densa* und *laxa* genannt werden, und von denen die letztere noch einen Typus, den *atra*-Typus, abspaltet. Sonst sind diese Typen konstant. Eine Ausnahme bildet jedoch *O. Lamarckiana* × *Hookeri* und die reziproke Kreuzung, denn der hier hervorgegangene *lata*-Typus spaltet immer *velutina* ab.

Mit den erwähnten Artkreuzungen, sowohl als mit den auch sehr eingehend behandelten Mutationskreuzungen, bezweckt de Vries eine Analyse des Atitivitätszustandes der Pangene. Dieser kann nach seinen Ansichten entweder aktiv, labil oder inaktiv sein. Das Resultat seiner Untersuchungen über diese Frage ist, daß *O. Lamarckiana* reich an labilen Pangenen ist, während unter den älteren Arten sowie den Mutanten diese sehr selten sind oder fehlen; ihre Pangene sind also entweder aktiv oder inaktiv.

Nun kann es aber in Frage gestellt werden, ob Artbastarde für diese Untersuchungen ein geeignetes Material darbieten. Denn alle sonstige Erfahrungen über Bastarde verschiedener Arten, sogar die Bastarde der „Elementararten" von *Draba*, zeigen, daß diese in sehr vielen Merkmalen differieren. Daß die *lata*- und *velutina*-Typen deshalb nur Phaenotypen sind, ist wohl sicher, und mit dieser Annahme stimmt auch Honings Beobachtung überein, daß die Typen im Laufe von den verschiedenen Generationen verändert werden, also bei Reinzüchtung gewiß in mehrere Linien zerlegt werden können. Ihre von de Vries behauptete Konstanz ist also nur eine Durchschnittskonstanz. Ist dies aber der Fall, eignen sich die *lata*- und *velutina*-Merkmale für das Studium der Pangene sehr wenig.

Ein besseres Material für die Entscheidung dieser Frage sind natürlich die Mutationskreuzungen, die auch in großem Umfang vorgenommen sind. Das Resultat seiner einschlägigen Untersuchungen ist, daß *O. nanella* und *O. rubrinervis* je ein Pangen in inaktivem Zustand haben, das in *O. Lamarckiana* labil ist, während *O. lata* und *O. scintillans* je ein labiles Pangen haben, das in *O. Lamarckiana* inaktiv ist. Der Mutationsprozeß besteht also nicht in Hinzukommen neuer oder Verlust schon vorhandener Pangene, sondern nur in einer Veränderung des Aktivitätsgrads eines Pangens. Daß die

Sache tatsächlich so liegt, dafür spricht nach de Vries das eigentümliche Verhalten der betreffenden Mutationskreuzungen, bei denen eine Spaltung schon in F_1 stattfindet.

Nun kann natürlich diese Spaltung auch auf Heterozygotie beruhen. Bei den neueren Untersuchungen des Ref. über die Nervenfarbe der *O. Lamarckiana* hat es sich gezeigt, daß die Rotnervigkeit eine Eigenschaft ist, die sich immer in heterozygotem Stadium befindet, weil die Homozygoten nicht realisiert werden können. Ich habe die Deszendenz von mehr als 30 rotnervigen Pflanzen untersucht und immer Spaltung nach Mendelschen Zahlenverhältnissen gefunden. Die Kreuzungen Rotnervig × Weißnervig gaben natürlich auch immer Spaltung. Hier haben wir vielleicht eine Erklärung der stetigen F_1-Spaltung der Mutationskreuzungen, ohne die Annahme einer labilen Gleichgewichtslage der Gene annehmen zu brauchen. Auch erklärt ja die letzte Annahme die Mutationserscheinung gar nicht. Denn was bewirkt den Übergang aus dem labilen in den inaktiven oder aktiven Zustand?

Eine Ausnahme von dem Verhalten der übrigen Mutanten bilden *O. brevistylis*, die Mendelspaltung aufweist, und *O. gigas*, die mit der Stammart eine konstante Bastardrasse bilden soll. Die letzterwähnte Mutante und nur diese betrachtet de Vries deshalb als eine progressive Art mit einem ganz neuen Pangen. Nun ist es wohl nach den Untersuchungen der Artbastarde während der letzten Jahre sehr unsicher, ob es überhaupt Arten gibt, die intermediäre, konstante Bastarde liefern. Auch hat seine Erklärung des eigentümlichen Verhaltens der *O. gigas* nach den Nilsson-Ehleschen Prinzipien vieles für sich.

Nur einige der Hauptfragen, die in der Arbeit behandelt werden, sind gestreift. Viele Einzelprobleme werden noch diskutiert und ein riesengroßes experimentelles Material wird angeführt. Dies alles macht das Buch für die *Oenothera*-Forscher wertvoll. Für den, der sich hauptsächlich für die theoretische Seite des Mutationsproblems inetressiert, dürfte es aber nicht viel mehr als „die Mutationstheorie“ bieten. Heribert-Nilsson.

Gates R. R. Tetraploid Mutants and Chromosome Mechanisms. Biol. Centralbl. **33** 1913, S. 92—99, 113—150.

Davis, B. M. Genetical Studies on Oenothera. IV. Americ. Nat. **47** 1913, S. 449—476, 549—571.

Davis, B. M. Mutations in Oenothera biennis L.? Amer. Nat. **47** 1913, S. 116—121.

Nach einer sehr ausführlichen Übersicht der bis jetzt bekannten Fälle tetraploider und diploider Arten oder Rassen derselben Gattung und nach Beschreibung einiger neuer *gigas*-Typen geht Gates auf eine Verteidigung seiner in früheren Publikationen ausgesprochenen Ansicht ein, daß nämlich die Eigenschaften der *O. gigas* de Vries durch eine Verdoppelung der Chromosomenzahl zu erklären wären. Dieser Prozeß fand seiner Meinung nach bei der Teilung des befruchteten Eies oder einer jungen Zelle des Embryo statt. Die Ansicht von Miss Lutz, de Vries und Stomps, daß das Vorkommen triploider *gigas*-Formen beweise, daß die Verdoppelung schon in den Sexualzellen stattgefunden habe, weist er zurück, weil es nicht bewiesen sei, daß tetraploide Pollenkörner vorkommen und funktionsfähig sind. Miss Lutz hat jedoch gefunden, daß *O. Lamarckiana* vierlobierte Pollenkörner, die der Verf. selbst als einen Ausdruck tetraploider Chromo-

somenzahl betrachtet, in einem Prozentsatz von 1 : 1000 (oder mehr) enthält. Warum dieselben nicht funktionsfähig wären, da die tetraploiden *gigas*-Pollenkörner bei der Bastardierung *O. Lamarckiana* × *gigas* wirksam sind, ist kaum zu verstehen. Auch gegen die Auffassung der oben genannten drei Forscher, daß die Verdoppelung der Chromosomenzahl nicht sämtliche Eigenschaften der *O. gigas* erklären könne, polemisiert der Verf.

Die Variabilität innerhalb des *gigas*-Typus erklärt er in Übereinstimmung mit Miss Lutz als einen Ausdruck verschiedener intermediärer Chromosomenzahlen zwischen der diploiden und der tetraploiden Zahl. Ob eine solche Erklärung ausreichend ist, ist indessen sehr fraglich, denn nur für zwei von den vielen partiellen *gigas*-Formen, die von Miss Lutz, Gates und dem Ref. beobachtet sind, ist eine sichere Differenz in der Chromosomenzahl konstatiert worden, und sicherlich gibt es mehr differente Formen als mögliche Chromosomenzahlen.

Der Vorwurf des Verf., daß ich bei meiner Erklärung des *gigas*-Typus zytologische Tatsachen nicht berücksichtigt habe, ist unberechtigt. Ich habe seine zytologische Auffassung diskutiert, nicht aber als plausibel angesehen, weil die zytologischen Tatsachen von Geerts — die ja später von Stomps bestätigt sind — mit derselben nicht in Einklang zu bringen sind. Denn offenbar kann nicht die tetraploide Chromosomenzahl die Ursache des *gigas*-Typus sein, da man in F_2 des Bastards *O. gigas* × *Lamarckiana* Pflanzen bekommt, die diploide Chromosomenzahl, aber jedoch *gigas*-Eigenschaften haben.

Die ersterwähnte Abhandlung von Davis ist ein Bericht über die fortgesetzten sehr wichtigen Versuche des Verf., um *O. Lamarckiana* synthetisch herzustellen.

F_3 Kulturen aus verschiedenen F_2-Pflanzen wurden gezogen. Die Durchschnittsindividuen der F_2 wiederholten in F_3 die Variabilität der F_2. So spalteten sie nämlich wie diese Zwerge ab. Diese, die in den verschiedenen Nachkommenschaften ein verschiedenes Aussehen hatten, waren konstant. Zwei andere sehr abweichende Pflanzen der F_2, von denen die eine stark buckelige Blätter hatte (nach den Figuren zu beurteilen wohl *lata*-ähnlich war), die andere schmalblättrig war (*elliptica*-ähnlich), erwiesen sich als inkonstant. Es besteht also eine weitgehende Parallelität zwischen dem Verhalten der Bastardnachkommenschaften der Kreuzung *O. biennis* × *grandiflora* und der *O. Lamarckiana*, nämlich eine fortgesetzte Produktion der Durchschnittsindividuen von aberranten Formen und das Entstehen sowohl konstanter als inkonstanter Aberranten. In einer der F_3-Kulturen trat eine Riesenform auf, die der von Stomps beschriebenen *O. semigigas* ähnlich war und wahrscheinlich 21 Chromosomen hatte, jedenfalls mehr als 14.

Einige neue F_2-Kulturen werden beschrieben, die aus einer Kreuzung von *O. grandiflora* und einen *biennis*-Individuum, das rotpunktierte Stengel hatte, abstammten. Diese Kreuzung wurde vorgenommen zwecks der Einführung der Rotpunktierung bei den Nachkommen, um hierdurch gröbere *Lamarckiana*-Ähnlichkeit zu bekommen, weil diese Art rotpunktiert ist. Eine der F_1 Pflanzen war besonders durch ihre sehr *Lamarckiana*-ähnlichen Blätter, Blütenknospen und Blüten interessant. Leider fehlten aber der Pflanze die roten Punkte — denn eine Spaltung inbezug auf die Punktierung trat schon in F_1 ein — und auch die Nachkommenschaft war nicht punktiert. Diese war sehr variabel, gab mehrere distinkte Typen und außerdem verschiedene graduelle Formen zwischen den Eltern. Bezüglich der Blütengröße war diese Nachkommenschaft auffallend, weil sie keine Individuen mit größeren

Blüten als *O. grandiflora*, aber wohl mit kleineren als *O. biennis* enthielt, während andere F_2-Nachkommenschaften großblütigere Individuen als *O. grandiflora*, aber keine so kleinblütigen als *O. biennis* hatten.

In einer Nachschrift wird von einer 1912 vorgenommenen Kreuzung zwischen einer noch unbeschriebenen, großblütigen Art von Kalifornien und der europäischen *O. biennis* berichtet. Die F_1 war den kleinblütigen Formen von *O. Lamarckiana* so ähnlich, daß die Differenzen fast nur rein quantitativ waren.

Die Abhandlung enthält auch eine Diskussion der Möglichkeiten, die Spaltungserscheinungen unter Mendelsche Gesichtspunkte einzuordnen, was dem Verf. etwas fraglich scheint.

Die zweite Abhandlung von Davis ist eine Diskussion der von Stomps behaupteten Mutationsfähigkeit der *O. biennis*. Verf. macht die sehr richtige Bemerkung, daß die von Stomps konstatierten *semigigas*- und *nanella*-Formen nicht von reiner *O. biennis* ihren Ursprung hatten, sondern aus Kreuzungen zwischen *O. cruciata* und *biennis* entstanden sind. Sie können also ebensowohl der Kreuzung ihr Entstehen verdanken als einem Mutationsprozeß der *O. biennis*.

Heribert-Nilsson.

Baltzer, F. Über die Chromosomen der Tachea (Helix) hortensis, Tachea austriaca u. der sogenannten einseitigen Bastarde T. hortensis × T. austriaca. Arch. Zellforsch. Bd. 11, 1913, S. 151—168.

Die cytologische Untersuchung dreier Exemplare der von Professor Lang gezüchteten sogenannten einseitigen Bastarde bestätigte die auf Grund der züchterischen Experimente neuerdings von Lang geäußerte Ansicht (diese Zeitschr. Bd. 8 S. 250), daß es sich bei Entstehung dieser einseitigen Bastarde eher um Selbstbefruchtung handeln möchte als um Parthenogenesis (normale oder induzierte).

Die cytologische Prüfung der „Bastarde" — es handelt sich um die Nachkommen einer im jungfräulichen Zustande mit *Tachea austriaca* vereinigten *T. hortensis* — ergab, daß diese äußerlich reinen *hortensis*-Charakter zur Schau tragenden Nachkommen von *T hort* tatsächlich keine durch *T. austriaca* erzeugten Bastarde (also überhaupt keine Bastarde) sind.

Die Spermatogenese der fraglichen Bastarde zeigt den für *T. hortensis* typischen Verlauf, was einwandsfrei festgestellt werden konnte, da die Spermatogenese von *hortensis* und diejenige von *austriaca* — wie Baltzers Untersuchung ergab, in folgenden Punkten deutlich unterscheidbar sind: Bei *hortensis* zeigen die ruhenden Kerne der Spermatocyten I. Ordnung stets 22 (vielleicht in vereinzelten Fällen 23) Elemente. Sicher nicht 24, wie von Kleinert beobachtet (1909 Jena. Zeitschr. Bd. 45). (Das Baltzersche Material stammte von Bern, Zürich, Wien und Würzburg). Unter diesen Chromosomen befinden sich (wie Kleinert erstmals feststellte) 2 durch Größe ausgezeichnete, schleifenartige Elemente. Die Spermatogonien besitzen 44 Chromosomen (nach Kleinert 48). Bei *austriaca* fehlen die besonders großen schleifenartig geformten Elemente. Schon dadurch ist der Chromosomenbestand von demjenigen einer *hortensis* ohne weiteres unterscheidbar. Ein zweiter Unterschied ist in der Zahl der Chromosomen gegeben. Dieselbe beträgt bei *austriaca* in den ruhenden Kernen der Spermatocyten I. Ordn. 25.

Sämtliche untersuchten Exemplare der einseitigen Bastarde zeigen aber in den Spermatogonien 44 oder 45, in den Spermatocyten 22 oder 23 Elemente.

Die für *hortensis* typischen, bei *austriaca* fehlenden 2 langen Schleifen sind vorhanden. Eine Beteiligung von *austriaca* erscheint demnach ausgeschlossen. Form und Zahl der Chromosomen stimmt mit *hortensis* überein. Und zwar verläuft die Spermatogenese des „Bastards" nach dem Typus derjenigen einer normalen, aus befruchtetem Ei hervorgegangenen *T. hortensis*. Ungelöst bleibt daher die Frage, ob Parthenogenese mit Ausfall der Zahlenreduktion vorliegt (diploide Chromosomenzahl!) oder Selbstbefruchtung (*Tachea* ist hermaphrodit), welch letztere damit für *Tachea* als seltener Ausnahmefall festgestellt wäre. Bei Arion und Limax scheint Fortpflanzung durch Selbstbefruchtung neben solcher durch Fremdbefruchtung normalerweise einherzugehen.)

Zur Entscheidung dieser schwierigen Frage (ob Parthenogenesis, ob Selbstbefruchtung?) fehlt zurzeit die sichere Unterlage, wie sie durch genaue Kenntnis der zeitlichen Aufeinanderfolge von Reifung und Befruchtung bei *Tachea* gegeben wäre. Die über diesen Punkt vorliegenden Angaben sind widersprechend. Normale (diploide) Chromosomenzahl trotz parthenogenetischer Entwicklung wäre denkbar, wenn die Befruchtung bei *Tachea* vor den Reifungsteilungen stattfinden würde. (Ausbleiben der 2. Reifeteilung).

Auch die in den Lang'schen Zuchten als seltene Ausnahmen aufgetretenen Nachkommen einer jungfräulich in Einzelhaft gehaltenen *T. hortensis* wurden von Baltzer untersucht. Sie zeigen die diploide Chromosomenzahl und es gelten für dieselben die gleichen Fragestellungen und Erwägungen wie für die sog. einseitigen Bastarde. —

Anhangsweise berichtet Baltzer über einen eigentümlichen Befund in Spermatogenese von *T. nemoralis*. Unter zahlreichen Exemplaren (in Bern der und Zürich gesammelt) befand sich eines, das in sämtlichen Spermatocytenkernen 28—29 Chromosomen aufwies. Die sonst auch bei *nemoralis* (wie bei *hortensis*) vorhandenen 2 großen Elemente dagegen fehlen. Die Vermutung liegt nahe, daß die großen Schleifen bei *T. hortensis* und *nemoralis* aus mehreren Einzelchromosomen bestehen, die in diesem abnormen Fall in ihre Bestandteile zerfielen. Ein nachträglich gemachter Befund bei einer der durch Selbstbefruchtung des Muttertieres entstandenen *hortensis* scheint diese Vermutung zu bestätigen: Neben Spermatocyten mit typischen Kernen finden sich solche ohne große Tetrade. M. Daiber (Zürich).

Standfuss, M. Einige Andeutungen bezüglich der Bedeutung, sowie über Verlauf und Ursachen der Herausgestaltung des sexuellen Färbungsdimorphismus bei den Lepidopteren. Mitt. Schweiz. entom. Ges. **12.** 1913. S. 99—113.

Der in der Regel bei Lepidopteren vorhandene, aber bei den einzelnen Arten, oder bei ein und derselben Art an verschiedenen Lokalitäten sehr verschieden stark ausgeprägte Färbungsdimorphismus der Geschlechter scheint sowohl vom männlichen als auch in anderen Fällen vom weiblichen Geschlecht ausgehend sich herausgestaltet zu haben. So sind bei den einzelnen Männchen mancher Lokalrassen oder auch verschiedener verwandter Arten größere Farbunterschiede zu beobachten als bei den zugehörigen Weibchen. Ebenso sind es in gewissen Gattungen, die neben zahlreichen, bezüglich der sexuellen Zeichnung annähernd monomorphen Arten eine stark dimorphe Art enthalten, wiederum die Männchen, welche abweichend gefärbt erscheinen (♂ von *pavonia* in der Gattung *Saturnia* u. a.). Andererseits ist an die besonders in der tropischen Fauna häufigen Fälle zu erinnern, in denen gerade unter den Weibchen (es handelt sich um mimetische Weibchen) abweichende und viel-

gestaltige Formen auftreten (*Papilio dardanus* z. B.), unter Umständen an derselben Lokalität und in gewissen Fällen demselben Gelege entstammend) (Kreuzungsresultat? vergl. Verf. Experimente mit Aglia tau). —

Die Herausgestaltung des sexuellen Färbungsdimorphismus erfolgte wohl in den meisten Fällen allmählich, durch Summation einzelner, kleiner sich bildender Unterschiede, welchen Vorgang die heute zu beobachtenden Färbungsverhältnisse des *Hepialus humuli L.* zu illustrieren geeignet erscheinen: Diese in der palaearktischen Fauna weitverbreitete Form zeigt auf dem Kontinent weitgehenden sexuellen Dimorphismus. Nur bei der *var. thuleus* auf den Shetlands-Inseln kommen verschieden gefärbte Männchen vor, neben solchen mit weißer Grundfarbe der Oberseite (dem silberweißen Typus der der Normalform sehr nahekommend) andere, die „noch" die gelbliche Grundfarbe der Oberseite sowie die Zeichnung der Vorderflügel aufweisen, wie sie für die normalen Weibchen charakteristisch ist. Auch Übergänge zwischen den beiden Formen von ♂♂ sind vorhanden. (Die ♀♀ der var. *thuleus* sind den normalen ähnlich).

Bezüglich der Faktoren, welche den Dimorphismus bedingen, und der Wege, auf denen diese Faktoren sich Geltung verschaffen, scheinen dem Verf. zweierlei Möglichkeiten verwirklicht: In dem einen Fall handelt es sich um Einflüsse der Außenwelt, die auf centripetalem Wege zum Auftreten von Färbungsdimorphismus führen. In anderen Fällen bedingen in den Keimzellen infolge Kreuzung auftretende Modifikationen, also centrifugal verlaufende Prozesse dasselbe Endresultat. – Was den ersteren Fall betrifft, so erinnert Verf. an seine bekannten Temperaturexperimente mit Lepidopteren, bei denen bei verschiedenen, sexuellen Dimorphismus zeigenden Arten durch Einwirkung gewisser (abnorm hoher oder niederer) Temperaturen auf das sensible Stadium der Puppen folgende Änderungen im Farbkleid der aus diesen beeinflußten Puppen hervorgehenden Falter erreicht wurden: 1. bei gewissen, sexuell dimorph gefärbten Arten wurde durch Wärme die Farbe des ♂ derjenigen des normalen ♀ genähert, und umgekehrt durch Kälte diejenige des ♂ dieser Art in der Richtung des ♀ Typus abgeändert (*Parnassius apollo* u. a.). Wirkte 2. in anderen Fällen abnorme Wärme gleicherweise auf beide Geschlechter, so näherte sich das ♀ in der Farbe dem normalen ♂, letzteres entfernte sich noch weiter von der Normalfärbung der Gattung (*Melitaea cynthia*). Ganz entsprechende Resultate wurden durch Kälte erreicht bei *Pamphila silvius*. Endlich kam 3. in gewissen Fällen durch Einwirkung von Kälte auf beide Geschlechter ein sexuell monomorpher Typus zur Entfaltung, der weder mit dem ♂ noch ♀ der Normalform sich deckt (*Melitaea cynthia, Cosmotriche potatoria*).

Aus diesen Tatsachen zieht Verf. den Schluß, daß in manchen Fällen sexueller Dimorphismus durch bestimmte Faktoren der Außenwelt hervorgerufen werden kann. Er nimmt an, daß entsprechend dieser Umgestaltung des Falterkleides „bald oder doch im Laufe der Zeit" eine adäquate Modifikation in den Keimzellen eintritt, dank welcher diese Umgestaltungen dann vererbt werden. „Kurz, wir sind auf die Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften gewiesen." — (Angenommen, die experimentell erhaltenen Abänderungen würden vererbt, so bliebe noch die Möglichkeit, daß durch den auf die Puppe im sensiblen Stadium wirkenden Reiz die Keimzellen primär oder doch gleichzeitig mit den Flügelanlagen getroffen und modifiziert wurden [„Parallelinduktion"]. Streng genommen würde es sich dann nicht um Vererbung erworbener [d. h. primär vom Soma erworbener] Eigenschaften handeln. d. R.).

Bei zahlreichen, sexuell dimorphen Arten fielen die Temperaturexperimente negativ aus, so z. B. bei *Pieris brassicae, Lymantria dispar* u. a. Hier

dürfte der Dimorphismus „intracellulären Ursprungs, d. h. auf Keimzellenvariationen zurückzuführen sein, wie die Kreuzungsresultate mit *Lymantria*-Rassen darzutun scheinen. Sowohl die europäische als die japanische Rasse von *Lymantria dispar L.* zeigt (besonders letztere) weitgehenden sexuellen Färbungsdimorphismus. Werden europäische *Lymantria* von den verschiedensten Fluggebieten miteinander gekreuzt, entstehen stets ♂ und ♀ in den normalen Farben. Wird dagegen ein europ. ♂ mit einem ♀ der japan. Rasse gekreuzt, so treten in F_2 neben normalen ♂♂ und ♀♀ mehr oder weniger männlich gefärbte Weibchen auf. Bei der reziproken Kreuzung ergibt schon F_1 neben normal gefärbten ♂♂ von den der var. *japonica* zukommenden verschiedenen Färbungstypen s. unten Weibchen, die durchweg ein männliches, individuell ebenfalls schwankendes Färbungsgepräge zeigen. —

Die von Goldschmidt auf mendelistischer Grundlage gegebenen Deutungen der von ihm und Brake erhaltenen Resultate bei *Lymantria*-Kreuzungen werden von Standfuß in zwei Punkten der Nachprüfung bedürftig erklärt: Der von Goldschmidt auf Grund der Brakeschen Zuchten (übrigens nur vorläufig) angenommene Zusammenhang zwischen Auftreten von Gynandromorphismus und lang andauernder Inzucht hat nach den Erfahrungen des Verf. wenig Wahrscheinlichkeit. In den von Standfuß in den letzten 4—7 Jahren mit verschiedenen Gattungen durchgeführten Inzuchten ergaben unter 12 000 Exemplaren nur 7 gynandromorphe Individuen (wovon eigentlich nur 1 in eine Inzucht im engeren Sinne fällt). Allgemeine Gültigkeit kann der Goldschmidtschen Annahme also keinesfalls zukommen. Ob nicht ein Rassenmischlingsmännchen sich eingeschlichen hatte? Brake hatte vielen solchen die Freiheit geschenkt. Verf. hat zusammen mit A. Schweitzer seit 1909 Kreuzungsversuche mit *Lymantria* unternommen. In gewissen Fällen traten gynandromorphe ♀♀ auf. Die Resultate sind aber noch widerspruchsvoll. Weitere seit 1911/12 eingeleitete Experimente sollen Aufschlüsse bringen über die hier vorliegenden verwickelten Probleme. — Als zweiter Punkt gegenüber Goldschmidt wird hervorgehoben, daß sich unter den Männchen der japanischen Rasse mindesten 2 Formen befinden, die durch verschiedene Verdunklung des Kleides sich voneinander unterscheiden. Die Unterschiede werden vererbt, müssen also bei den mendelistischen Berechnungen berücksichtigt werden. M. Daiber (Zürich).

Doncaster, L. On an inherited tendency to produce purely female families in Abraxas grossulariata, and its relation to an abnormal chromosome number. Journ. Genet. **3**. 1913. S. 1—10.

Bei Lepidopteren kommt es gelegentlich vor, daß die aus ein und demselben Gelege erzielten Nachkommen ausschließlich (oder nahezu ausschließlich) dem einen Geschlecht — sei es das männliche oder das weibliche — angehören („*unisexual families*"). Dieser Fall kann nicht nur nach Kreuzung verschiedener Arten, sondern auch dann eintreten, wenn beide Eltern normale Glieder derselben Art darstellen.

Doncaster erhielt 1908 aus einer Kreuzung ♀ *Abraxas grossulariata* (wild) × ♂ var. *lacticolor* ausschließlich weibliche Nachkommen und zwar sämtlich (40) der Variation *lacticolor* angehörend. Mit diesen, die erste „unisexuelle Familie" darstellenden Weibchen wurden verschiedene Männchen gepaart und es ergab sich bei Verwendung von *grossulariata*-♂ in den erfolgreichen Fällen stets Nachkommenschaft beiderlei Geschlechts. Aus den Paarungen mit *lacticolor*-♂ dagegen gingen wiederum in einem Teil der Fälle ausschließlich *lacticolor*-♀ hervor. Auch diese wurden weiter geprüft, teils mit

lacticolor-, teils mit *grossulariata*-♂. Wiederum erschienen in 2 Fällen (bei *lacticolor*-Vätern) unisexuelle Familien, gebildet von *lacticolor*- . Allerdings handelt es sich hier um sehr kleine Zahlen (1, bez. 11 Exempl.). In der Nachkommenschaft dieser zuletzt genannten, also einer unisexuellen Familie angehörenden *lacticolor*-♀♀ traten nun in 2 Fällen im Gegensatz zu den vorangegangenen Versuchen[1]) auch bei *grossulariata*-Vätern unisexuelle Familien auf und es enthalten 2) diese unisexuellen (wieder rein weiblichen) Familien sowohl *lacticolor* als auch *grosulariata*-Exemplare (nämlich von 19 Eiern 3 *gross.*, 1 *lact.*, von 91 Eiern 34 *gross.*, 28 *lact.*). —

Womit das Auftreten von nur weiblichen Nachkommen zusammenhängt, ist nicht aufgeklärt Etwaige Unterschiede in den Sterblichkeitsverhältnissen der Geschlechter (Absterben der -Larven) scheinen nicht im Spiel zu sein.

Die unisexuellen Familien entstammenden ♀♀ zeigen ganz allgemein verminderte Fruchtbarkeit, beziehungsweise Neigung zur Unfruchtbarkeit, besonders wenn verwandte ♂♂ zur Paarung benutzt werden.

Vorwiegend oder ausschließlich weibliche Nachkommenschaft wurde in gewissen Fällen auch dann erzielt, wenn beide Eltern bisexuellen Familien angehörten, selbst wieder jedoch von Müttern stammten, die Glieder unisexueller Familien darstellten.

In cytologischer Beziehung ist folgendes ermittelt: Die normale Chromosomenzahl beträgt sowohl bei *grossul.* als bei *lactic.* in beiden Geschlechtern 56 (reduzierte Zahl 28). Glieder unisexueller Familien — also ♀♀ — besitzen in den meisten, wenn nicht in allen Fällen 55 Chr. Weibchen, die zwar bisexuellen Familien angehören, aber von unisexuellen Familien (also mütterlicherseits) direkt abstammen, scheinen 56, in anderen Fällen 55 Chromosomen zuzukommen. Die Männchen weisen stets 56 Chromosomen auf.

Da bei den unisexuellen Nachkommen eines *grossulariata*-♀ (s. erstes Beispiel) mit diesem 56. Chromosoma zugleich der *grossulariata*-Faktor verloren zu gehen scheint[1]), läßt sich die Frage aufwerfen nach einem Zusammenhang zwischen diesem Chromosoma und dem *grossulariata*-Faktor. Auch könnte dieses den *grossulariata*-Faktor führende Chromosom als Geschlechtsbestimmer in Frage kommen. Die zur Diskussion dieser Verhältnisse notwendigen Versuchsergebnisse stehen jedoch noch aus. M. Daiber (Zürich).

Paul Kammerer. Vererbung erzwungener Farbveränderungen VI. Das Farbkleid des Feuersalamanders (Salamandra maculosa Laur.) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. Arch. f. Entwicklungsmech. **36**, S. 4—193 mit 15 Tafeln.

Die vorliegende Veröffentlichung bringt eine zusammenfassende Darstellung der vielerörterten und nunmehr abgeschlossenen Versuche des Verfassers, die Färbung von *Salamandra maculosa* durch äußere Einflüsse abzuändern, Versuche, die im Verein mit anderen Experimenten Kammerers eine Hauptstütze der Anhänger einer Vererbung „somatogener" Veränderungen bilden.

Wenn wir von den für Nachprüfungen wichtigen genauen Angaben über die Technik und Versuchsanordnung absehen, die ebenso wie die eingehenden Mitteilungen über die Pigmente des Feuersalamanders und über

[1]) Es gilt in diesen unisexuellen Familien die gewöhnliche für *Abraxas* festgestellte Regel der geschlechtsbegrenzten Vererbung, wonach unter den Nachkommen aus *gross.* ♀ × *lactic.* ♂ normalerweise alle ♂♂ *grossul.*, die ♀♀ *lactic.* sind. Da in unisexuellen Familien keine ♂♂ vorhanden sind, müssen ausschließlich *lacticolor*-Individuen entstehen.

morphologische und physiologische Farbveränderungen im Original nachgelesen werden müssen, so handelt es sich im wesentlichen um folgende Beobachtungen: Werden unregelmäßig gefleckte junge Feuersalamander auf gelber Lehmerde gehalten, so kommt es zu einer starken Vermehrung ihres gelben Farbstoffes; bei Zucht auf schwarzer Gartenerde vermehrt sich dagegen umgekehrt das schwarze Pigment. (Durch zahlreiche Kontrollversuche unter verschiedenen Bedingungen konnte Verfasser hierbei feststellen, daß die Vergrößerung der vorhandenen gelben Flecke hauptsächlich von der gelben Farbe des Untergrundes abhängt, die Entstehung neuer Flecke dagegen von der Feuchtigkeit. Beide Vorgänge bedürfen der Einwirkung des Lichtes und werden durch Temperaturerhöhung beschleunigt. Der Einfluß der Bodenfarbe kommt ferner im Gegensatz zu dem der Feuchtigkeit nur bei sehenden Tieren zur Geltung.) Die Einwirkung dieser Außenbedingungen zeigt sich nun nach Kammerer nicht allein an den behandelten Individuen, sondern in entsprechender Weise auch an ihren Nachkommen — sogar wenn diese selbst von Geburt oder selbst von der Zeit vor der Kopulation der Eltern an auf indifferentem, wenn nicht gar dem ursprünglich gewählten konträrem Boden aufgezogen wurden. So nimmt bei der F_1-Generation, deren Eltern auf gelber Erde stark gelb geworden waren, auch bei Aufzucht auf schwarzer Gartenerde der gelbe Farbstoff zunächst einen Aufschwung, und erst sekundär wird er dann wieder vom Melanin verdrängt. — Bemerkenswert ist noch, daß im Gegensatz zu der Ausgangsgeneration, die bei aller Vermehrung des gelben resp. schwarzen Farbstoffes stets unregelmäßig gefleckt erschien, bei den F_1-Tieren regelmäßige bilateral symmetrische Anordnung der Flecken in 2 (resp. 1) Längsreihen beobachtet wurde.

Wesentlich steigern läßt sich die experimentelle Veränderung des Farbkleides, wenn die gleiche Beeinflussung über mehrere Generationen fortgesetzt wird. Kammerer gelangte alsdann auf gelbem Lehmboden über Formen mit zwei durchgehenden Längsstreifen, die ganz der im Freien vorkommenden var. *taeniata* glichen, schließlich zu fast rein gelben Individuen, und umgekehrt auf schwarzer Erde zu total schwarzen Salamandern.

Handelt es sich nun bei diesen beträchtlichen Veränderungen, bei dieser anscheinenden „Summierung" der Reizwirkung auf mehrere Generationen, tatsächlich auch um eine Vererbung somatogener Umwandlungen, um eine „Induktion des Keimplasmas"? Nach den früheren Veröffentlichungen Kammerers ist gelegentlich der Einwand erhoben worden, die erzielten Veränderungen könnten auf Selektion beruhen, zumal da sein Ausgangsmaterial keine reinen Linien darstellte. Den jetzt vorliegenden Angaben gegenüber erscheint ein derartiger Einwand nicht begründet, einmal wegen der vom Verf. angewandten „negativen Selektion" (d. h. der Auswahl stets der dunkelsten Individuen für die „Gelbkulturen" und umgekehrt), sodann wegen der Regelmäßigkeit des Auftretens der Abänderungen bei den entsprechenden experimentellen Bedingungen und ihres vollständigen Fehlens in den im Laufe der Versuchszeit doch sehr zahlreich gewordenen Kontrollkulturen.

Fällt aber auch der Selektionseinwand fort, so bleibt immer noch die Frage, ob wirklich eine Veränderung des Genotypus vorliegt und ferner, wenn dies der Fall wäre, ob es sich nicht um „Parallelinduktion" handelt. Zur Aufklärung dieser Fragen nahm Kammerer eine Reihe von Kreuzungen sowie Ovarialtransplantationen vor, und zwar benutzte er hierzu vier verschiedene Formen:

1. die gefleckte Ausgangsform (forma *typica*);
2. die in der Natur vorkommende, zwei gelbe Längsstreifen aufweisende var. *taeniata*;

3. die der var. *taeniata* phaenotypisch gleiche, wie oben erwähnt experimentell erzielte „doppelstreifige Kunstrasse“;
4. eine „mittelstreifige Kunstrasse“ (entstanden durch Aufzucht der Nachkommen vorwiegend schwarz gewordener Individuen auf gelbem Boden).

Die Kreuzung *typica* × *taeniata*[1]) ergab in F_1 *typica*, in F_2 ein Aufspalten im Verhältnis 3 : 1, also einen ganz einfachen Fall entsprechend der Mendelschen Regel bei Dominanz von *typica*.

Reine *typica* in F_1 ergaben sodann die Kreuzungen: doppel × mittelstreifige Kunstrasse, sowie *taeniata* × mittelstreifige Kunstrasse.

Dagegen bildeten nach Kammerers Angaben (soweit sich aus dem Text ersehen läßt) *taeniata* × doppelstreifige Kunstrasse in F_1 stets nur *taeniata*.

Bei den Kreuzungen *typica* × mittelstreifige Kunstrasse und *typica* × doppelstreifige Kunstrasse endlich findet er in F_1 „intermediäre“ Formen (einfach resp. zweifach fleckreihige), und in F_2 tritt auch keine Spaltung auf, sondern vielmehr eine von Wurf zu Wurf fortschreitende Störung der Symmetrie der Fleckenanordnung, die (in der nächsten Generation) schließlich zur reinen *typica*-Form zurückführt!

Betrachten wir nun noch die Resultate der im Anschluß an Ovarialtransplantationen durchgeführten Kreuzungen: In allen Fällen, in denen Weibchen von *typica* oder Natur-*taeniata* als „Tragamme“ dienten, fand Kammerer keinerlei Beeinflussung des transplantierten fremden Ovars, also bei der Kreuzung die gleichen Ergebnisse wie zuvor, wenn man nur die Herkunft und nicht die Trägerin der weiblichen Gameten berücksichtigt. Anders dagegen in den Fällen, wo Weibchen der doppeltgestreiften Kunstrasse (die mittelstreifige wurde zu diesen Versuchen nicht verwandt) fremde Ovarien trugen. Hier gibt Kammerer eine deutliche Beeinflussung der Keimzellen durch die Tragamme an: Künstlich gezüchtete gestreifte Weibchen mit Eierstock der forma *typica* ergaben bei Befruchtung mit Männchen der gestreiften Kunstrasse über 200 Nachkommen, die sämtlich gestreift waren, während man nach den oben mitgeteilten Kreuzungsergebnissen bei Ausschluß einer Beeinflussung der Gameten durch die Tragamme nur fleckreihige Individuen zu erwarten hätte. 3 ♀ der gestreiften Kunstrasse mit Ovar von *typica* × ♂ *taeniata* brachten 120 Nachkommen, davon 106 gestreifte (zum Teil unterbrochene Streifung) und 14 fleckreihige — zu erwarten waren dagegen bei Außerachtlassung der Tragamme ausschließlich *typica*. Endlich ergab die Kreuzung von 2 ♀ der gestreiften Kunstrasse mit Ovar von *typica* × ♂ *typica* 119 Nachkommen, davon 91 mit (meist etwas verschobenen) Fleckreihen und 28 *typica* — während es ohne Tragammeneinwirkung wiederum sämtlich *typica*-Formen hätten sein müssen! —

Auf Grund der zuerst mitgeteilten Kreuzungsversuche glaubt nun Kammerer, daß von ihm tatsächlich eine Veränderung der Erbanlagen, des Genotypus, entsprechend den primären somatischen („phaenotypischen“) Umwandlungen nachgewiesen worden ist. Und aus dem Resultate der Kreuzungen nach Ovarialtransplantation schließt er, daß keine direkte oder Parallelinduktion, sondern nur eine Vererbung somatogener Veränderungen vorliegen kann. In diesem Sinne erscheinen ihm die Erblichkeitsverhältnisse bei seinen experimentellen Umgestaltungen nunmehr vollständig und endgültig entschieden.

Auch Ref. hält die Hauptfrage, ob nämlich eine der phaenotypischen entsprechende Veränderung des Genotypus bei den Kammererschen Ex-

[1]) Die reziproken Kreuzungen hatten hier wie in allen anderen Kombinationen kein abweichendes Ergebnis.

perimenten erfolgt ist, durch die mitgeteilten Kreuzungsergebnisse für hinreichend geklärt — nur führen diese wohl mit zwingender Notwendigkeit zu einem dem Kammerers gerade entgegengesetzten Schlusse: Bei den entscheidenden Kreuzungen der Ausgangsform (*typica*) mit den beiden Kunstrassen wird für F_1 zwar „intermediäres" Verhalten angeben; schon in den späteren Würfen von F_2 zeigt sich aber eine von Wurf zu Wurf allmählich zunehmende Annäherung an die *typica*-Färbung, so daß es in den nächsten Generationen zu einem totalen Rückschlag sämtlicher Individuen zur Stammform kommt. Damit ist mit Sicherheit bewiesen, daß überhaupt keine Beeinflussung des Genotypus, der Erbanlagen, vorliegt, sondern daß es sich bei den Experimenten Kammerer's nur um phaenotypische Veränderungen, um Modifikationen im Sinne Baur's handelt.

Ohne weiteres sind damit auch die Resultate der Kreuzungen doppel × mittelstreifige Kunstrasse sowie *taeniata* × mittelstreifige Kunstrasse verständlich. Da beide Kunstrassen genotypisch = *typica* sind und *typica* über *taeniata* dominiert, so muß natürlich bei beiden Kreuzungen F_1 nur *typica* ergeben (was Kammerer als Atavismus zu deuten sucht). Die von Kammerer beobachteten Veränderungen der von Geburt oder Empfängnis an den bestimmenden Außenbedingungen entzogenen Nachkommen künstlich abgeänderter Salamander können demnach nur Nachwirkungen sein. Hierauf ist auch die Beeinflussung der transplantierten Ovarien, die „intermediäre" Färbung der F_1-Generation von *typica* × Kunstrasse und das Ergebnis lauter gestreifter Individuen in F_1 aus der Kreuzung *taeniata* × doppelstreifige Kunstrasse zurückzuführen. Auch in diesem letzten Falle müßten in späteren Generationen (die Kammerer anscheinend nicht gezüchtet hat) nach Abklingen der Nachwirkung neben reinen *taeniata* wieder *typica*-Formen auftreten — entsprechend der einfachen Kreuzung *taeniata* × *typica* (s. o.).

Auch nachdem sie nur als Nachwirkungen erkannt sind, bleiben diese Fälle — wenn sich die betreffenden Angaben Kammerers bestätigen — von großem Interesse, sind doch Nachwirkungen von solcher Dauer und (selbst eingepflanzte fremde Ovarien beeinflussender) Intensität bisher bei höheren Lebewesen wenigstens kaum beobachtet worden. Worauf sie beruhen (Veränderung des Plasmas der Gameten?), erscheint noch völlig dunkel, zumal da nach den Kreuzungsergebnissen männliche wie weibliche Gameten in gleicher Weise der Nachwirkung unterliegen müssen. Eine genaue Nachprüfung dieser Fälle ist daher dringend erforderlich. Wie sie sich dann aber auch klären mögen, an dem Hauptresultat vom vererbungstheoretischen Standpunkte aus können sie nichts ändern. Denn die tatsächlichen Angaben von Kammerer selbst — im Gegensatz zu seinen Schlüssen — beweisen, das muß nochmals betont werden, daß keine Veränderung des Genotypus, keine „Vererbung somatogener Eigenschaften" bei allen seinen Kunstrassen vorliegt, daß also auch in seinen Versuchen die „Macht des Milieus" nur am Phaenotypus zur Geltung kommt und keine wirkliche Artumbildung hervorrufen kann!

Bei dieser Sachlage erübrigt sich ein Eingehen auf Kammerers theoretische und polemische Ausemandersetzungen, die natürlich auf den erwähnten durch sein eigenes Tatsachenmaterial in keiner Weise gerechtfertigten Schlüssen basieren. Der Grundfehler ist auch hier, wie so oft noch, die Verkennung der Notwendigkeit einer scharfen Trennung von erblichen und nicht erblichen (genotypischen und phaenotypischen) Veränderungen. Daß diese Unterscheidung nicht nur auf einem verbalen, wie Kammerer meint, sondern auf einem sehr realen Gegensatz beruht, wird ja gerade durch seine irrigen Schlußfolgerungen aufs beste belegt! V. Jollos.

R. Goldschmidt. Einführung in die Vererbungswissenschaft in zweiundzwanzig Vorlesungen für Studierende, Ärzte, Züchter. Leipzig und Berlin, W. Engelmann. 1913, gr. 8°, 546 S., 189 Fig. i. T.

Vor zwei Jahren erschien die erste Auflage dieses Buches und der Herausgeber dieser Zeitschrift besprach sie in großen Zügen in Bd. VI, S. 181—182. Jetzt liegt die zweite Auflage vor, und es erscheint nunmehr nur notwendig, das hervorzuheben, was Verf. an Veränderungen, die durchweg Verbesserungen bedeuten, vorgenommen hat. Der Hauptunterschied in der Stoffanordnung liegt darin, daß auf den ersten Teil (Variationslehre) jetzt sofort der Mendelismus folgt und die Mutationslehre den Schluß macht. In einem Anhangs-Kapitel endlich ist alles zusammengefaßt, was sich von exakten Tatsachen der Vererbung auf den Menschen bezieht. Dabei ist kein Kapitel ganz unverändert geblieben, am wenigsten die, welche die Probleme der Geschlechtsvererbung und -Bestimmung behandeln. Gerade Verf. hat ja hier besonders dazu beigetragen, die Brücke zwischen experimenteller und cytologischer Forschung zu schlagen, er hat das dann bekanntlich schon einmal gelegentlich eines Vortrages auf der Naturforscher-Versammlung in Münster eingehend erörtert und jetzt den größten Teil seiner dortigen Ausführungen, zusammen mit den instruktiven Figuren, in diese neue Auflage übernommen. Auch dem Ref. erscheint es nicht zweifelhaft, daß von diesem relativ gesicherten Standpunkt aus nun neue Hoffnung auf erfolgreiches Zusammenarbeiten der beiden häufig noch nicht recht harmonierenden Heerlager ermöglicht werden kann.

Wenn nun im einzelnen die wichtigsten Veränderungen aufgezählt werden sollen, so geht Ref. von der Voraussetzung aus, daß wohl den meisten Lesern dieser Zeitschrift die erste Auflage im wesentlichen bekannt geworden ist. Aus dem ersten am wenigsten veränderten Abschnitt über die Grundlage der Variabilität sei herausgegriffen die klare programmatisch wichtige Erörterung über den Begriff der Erbträger: „Der Erbträgerbegriff wird nicht identisch sein mit der Annahme einer Monopolstellung der Chromosomen in bezug auf die Vererbung. Wohl aber wird sich zeigen, daß in den Chromosomen Substanzen von Zelle zu Zelle geführt werden, deren Anwesenheit zum vollständigen Ablauf der Vererbungsphänomene notwendig ist.“ Und ebenso erscheint die (S. 129) neu eingeführte Zusammenfassung der Johannsenschen Termini gerade für den Anfänger didaktisch wertvoll. Im übrigen hat Ref. hier kaum Neues gefunden, höchstens (S. 100) sind die „beständig umschlagenden Rassen“, offenbar im Anschluß an Baurs Buch, etwas präziser dargestellt, finden wir doch hier das den Zoologen früher noch nicht so geläufige Wort, daß die Reaktionsnorm und nicht der fertige äußere Charakter das Entscheidende sei, und ist (S. 133) im Anschluß an Shull der Ausdruck „Klone“ erörtert.

Der zweite große Abschnitt des Buches, der Mendelismus, bringt nun dafür desto mehr Umarbeitung. Das gilt vor allem von den Kapiteln der Gameten-Koppelung und -Abstoßung (S. 224). Bateson und Punnett's „reduplication series“ und des Verf. Versuche, die Tatsachen mit der Lokalisation der betr. Gene in einzelnen Chromosomen zu erklären, fielen dem Ref. hier besonders auf. Für die Beurteilung der Spezies-Bastarde dienen Baurs Erfahrungen an *Antirrhinum* (S. 237) jetzt als Haupt-Paradigma, ebenso wie der gleiche Autor (S. 247) jetzt für die Skepsis bezüglich der „konstanten“ *Aegilops-Triticum*-Bastarde als Zeuge angeführt wird.

Gänzlich neu dargestellt ist der Passus über die „Polymerie“ (Lang) (S. 256 ff.), für die Easts Untersuchungen an *Zea* und *Tine Tammes* an

Linum eingehender zitiert werden. Endlich seien noch die Beispiele für „Faktoren-Interferenz“ (S. 268) genannt.

Dann folgen die glänzend geschriebenen Kapitel über das Geschlechtsproblem, von denen wir schon oben sprachen, die in dieser Form etwas durchaus dem Buche Originelles bedeuten, das in gleicher Einheitlichkeit in anderen Lehrbüchern der Vererbungs-Wissenschaft nicht dargestellt sein dürfte. Selbst für den reinen Cytologen sind hier besonders interesante Stellen, wie die (S. 618) über die notwendig auf die heterotype folgende homöotype Teilung mit ihren Chromosomen-Längsspaltungen, da nur dadurch eine Erklärung der verschiedenen Gameten-Kombinationen ermöglicht wird, sofern mehr gleichzeitig mendelnde Faktorenpaare als selbständige Chromosomen vorhanden sind. Bekanntlich wird hier häufig ein Einwand gegenüber der Brauchbarkeit der chromosomalen Erklärungen für experimentell gefundene Tatsachen hergenommen. Daß natürlich vieles Subjektive gerade in diesem Abschnitt sich findet, ist selbstverständlich. Ref. möchte da nur auf die (S. 342) Ausführungen über geschlechtsbegrenzte Vererbung im Pflanzenreich und Morgans gelegentlichen Faktoren-Austausch während der Synapsis (ein Gedankengang, für den übrigens Ref. von allgemein cellulären Argumenten her viel Sympathie hat) verweisen. Wertvolle Ausblicke in die Zukunft dürfte vielleicht die (S. 348 ff.) erörterte Möglichkeit einer Geschlechtsbestimmung durch Potenz-Verschiebung der Einzelfaktoren gewähren. Hier finden dann auch u. a. R. Hertwigs Versuche an Fröschen, Correns' an Plantago und vor allem des Verf. eigene Experimente mit Lymantria die richtige Stellung.

Nach einem kurzen Sonderartikel über Pfropfbastarde und Chimären, das fast unverändert aus der vorigen Auflage übernommen wurde, folgt die Darstellung des Mutationsproblems. Es ist sehr zu bedauern, daß vom Verf. noch nicht das neue an Ausblicken so überreiche Buch von de Vries über „Gruppenweise Artbildung“ berücksichtigt werden konnte, er hätte sich dann bezüglich des Bastard-Charakters der *Oenothera Lamarckiana* wohl nicht so sehr Heribert Nilsson und den anderen Leugnern der vorläufigen Sonderstellung der Oenotheren angeschlossen. Und daraus folgt schon, daß dieser ganze Abschnitt nach dem Geschmack des Ref. etwas zu kurz weggekommen ist. Rosens Erfahrungen an Erophila sind z. B. nur in dem Literatur-Verzeichnis zitiert.

Bezüglich der Möglichkeit der künstlichen Erzeugung von Mutationen steht Verf. auf dem gleichen Standpunkt wie früher, auch bezüglich der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ bekennt er sich zu der „ketzerischen“ (S. 171) Anschauung, „daß zukünftige Experimente einmal auch den einwandfreien Beweis erbringen werden, daß die Mutation, also eine genotypische Veränderung, ebensowohl plötzlich auf einen starken Reiz hin erfolgen kann, wie allmählich als Endresultat einer modifizierenden Außenwirkung auf dem Weg über Reiznachwirkung und Summation.“

Die Schlußvorlesung behandelt endlich wie gesagt „Die Anwendung der Vererbungsgesetze auf den Menschen“. Nicht zum wenigsten wird sie dazu beitragen, das Buch des Verf. in weitere Kreise zu tragen, und Ärzte, Familienforscher, Historiker dazu anzuregen, an der Sammlung des Materials mitzuhelfen, das ja hier leider auf nicht experimentellem Wege beschafft werden muß, das aber unbedingt als Grundlage einer jeden Eugenik, einer Rasseverbesserung zu dienen hat.

G. Tischler.

Syllabus der Pflanzenfamilien. Eine Übersicht über das gesamte Pflanzensystem von **Geh. Regierungsrat Prof. Dr. A. Engler.** Siebente gänzlich umgearbeitete Auflage mit Unterstützung von **Prof. Dr. E. Gilg.** Mit 457 Textabbildungen. In Leinen gebunden 6 Mk. 80 Pfg. Gebunden mit Schreibpapier durchschossen 9 Mk. 30 Pfg.

Botanisches mikroskopisches Praktikum für Anfänger von **Professor Dr. M. Möbius.** Zweite veränderte Auflage. Mit 15 Abbildungen. Gebunden 3 Mk. 20 Pfg.

Mikroskopisches Praktikum für systematische Botanik (I: Angiospermen) von **Professor Dr. M. Möbius.** Mit 150 Textabbildungen. Gebunden 6 Mk. 80 Pfg.

Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen von **Professor Dr. G. Volkens.** Gebunden 3 Mk. 80 Pfg.

Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich von **Professor Dr. L. Diels,** Privatdozenten an der Universität Berlin. Mit 30 Textfiguren. Gebunden 4 Mk. 80 Pfg.

Flora von Steiermark. Eine systematische Bearbeitung der im Herzogtum Steiermark wildwachsenden oder im großen gebauten Farn und Blütenpflanzen nebst einer pflanzengeographischen Schilderung des Landes von **Dr. August von Hayek,** Privatdozent an der Universität Wien. Band I: Spezieller Teil mit 23 Textabbildungen. Geheftet 64 Mk. Band II: Spezieller Teil. Heft 1/9: Subskr.-Pr. 27 Mk. Band III: Allgemeiner Teil. *(In Vorbereitung)*

Symbolae Antillanae seu Fundamenta Florae Indiae Occidentalis edidit Ignatius Urban. Es sind erschienen: Volumen I—VII: Geheftet 358 Mk.

Inhaltsverzeichnis von Heft 1 Bd. XII

Abhandlungen

Seite

Bengt Lidforss, Resumé seiner Arbeiten über Rubus . . . . . 1—13
Victor Jollos, Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen . . 14—35
H. Nilsson-Ehle, Über einen als Hemmungsfaktor der Begrannung auftretenden Farbenfaktor beim Hafer . . . . . 36—55

Kleinere Mitteilungen

W. Johannsen, Über das vererbungstheoretische Interesse der Chimären. Eine kleine Rechtfertigung 56
— — Bemerkungen zu Sven Ekmans Arbeit über Artbildung . . . . 56—57
E. Kajanus, Über die Vererbung der Blütenfarbe von *Lupinus mutabilis* Swt. . . . . 57—58

Referate

Baltzer, F., Über die Chromosomen der Tachea (Helix) hortensis, Tachea austriaca und der sogenannten einseitigen Bastarde T. hortensis ♀ T. austriaca ♂ (Daiber) 63
Davis, B. M., Genetical Studies on Oenothera. IV. (Heribert-Nilsson) 61
— — Mutations in Oenothera biennis L.? (Heribert-Nilsson) 61
Doncaster, L., On an inherited tendency to produce purely female families in Abraxas grossulariata, and its relation to an abnormal chromosome number (Daiber) 66
Gates, R. R., Tetraploid Mutants and Chromosome Mechanisms (Heribert-Nilsson) 61
Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft in zweiundzwanzig Vorlesungen für Studierende, Ärzte, Züchter (Tischler) 71
Kammerer, P., Vererbung erzwungener Farbveränderungen. VI. Das Farbkleid des Feuersalamanders (Salamandra maculosa Laur.) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt (Jollos) 67
Standfuß, M., Einige Andeutungen bezüglich der Bedeutung, sowie über Verlauf und Ursachen der Herausgestaltung des sexuellen Färbungsdimorphismus bei den Lepidopteren (Daiber) 64
Vries, Hugo de, Gruppenweise Artbildung (Heribert-Nilsson) . . . 59

BAND XII HEFT 2 APRIL 1914

ZEITSCHRIFT

FÜR

INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-

UND

VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), C. CORRENS (MÜNSTER), V. HAECKER (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), R. v. WETTSTEIN (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

BERLIN
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
W 35 SCHÖNEBERGER UFER 12a
1914

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 24 Druckbogen bilden. Der Preis des Bandes beträgt 20 Mark.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata sowie alle auf die **Redaktion** bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

Prof. Dr. E. Baur, Friedrichshagen bei Berlin,

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12a.

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 32 Mk., für Referate 48 Mk., für Literaturlisten 64 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Separata ohne besonderen Titel auf dem Umschlag gratis geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Gratis-Separata zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 15 Pfg. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 4 Mk. 50 Pfg. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Separata gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 3 Mk. pro Band, im Buchhandel bezogen werden.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontiden-Gattungen.

Vorläufige Mitteilung.

Von **M. Willy Gerschler,** Leipzig, Zoologisches Institut.

Mit 14 Textfiguren.

(Eingegangen am 6. November 1913.)

I. Einleitung und Geschichte der Züchtung.

Die Weibchen der lebendig gebärenden Zahnkarpfen werden von den Männchen mit Hilfe eines Begattungsapparates, des Gonopodiums, besamt. In Abständen von vier Wochen werfen die Tiere eine ziemliche Anzahl von Jungen. Einmalige Begattung reicht für mehrere Würfe aus, nach bisheriger Beobachtung bis zu sieben. Selbst nach der winterlichen Pause können ohne neue Besamung Junge gebracht werden. Das Sperma wird in den Falten des Ovidukt aufbewahrt. Kreuzungsexperimente sind in strengster Beachtung dieser Tatsache anzustellen. Andernfalls sind sie wertlos. Ein Weibchen, das jemals mit Männchen seinesgleichen zusammen war, sollte nicht dazu benutzt werden.

Unter Beachtung dieser Erfahrungen gelang es Herrn Dr. W. Langer, *Xiphophorus strigatus (-Helleri)* -Weibchen und *Platypoecilus maculatus* (Stammform) -Männchen zur Kopulation zu bringen. Im Herbst 1911 warf das Weibchen, leider in Abwesenheit des Versuchsleiters. Er fand bei seiner Rückkehr nur 3 Junge vor. Allerdings sind Erstwürfe immer geringer an Zahl im Vergleich zu den späteren, aber 3 ist doch eine auffällig geringe Zahl. Wahrscheinlich sind einige elterlichem Kannibalismus zum Opfer gefallen, der bei Zahnkarpfen nicht allzu selten ist und viel Aufmerksamkeit vom Experimentator verlangt. Vielleicht stellt er eine Degenerationserscheinung dar, die eine Folge unnatürlicher Kulturverhältnisse ist.

Im Frühjahr 1912 übernahm der Verfasser die Bastarde, für deren freundliche Überlassung er Herrn Dr. Langer an dieser Stelle herzlichst

danken möchte. Zu dieser Zeit waren sie freilich recht unscheinbar und hatten etwa die Größe normaler, ausgewachsener *Platypoecilius*, so daß niemand an ihre Hybridennatur so recht glauben wollte. Sie wurden sämtlich für Weibchen gehalten. Ende Mai setzte ein auffälliger Differenzierungsprozeß ein: in Färbung und Wachstum. Im Kleide traten einige *Xiphophorus*-Züge schärfer hervor, vor allem die roten Zickzackstreifen auf den Körperseiten. Die Tiere wuchsen jetzt ziemlich schnell heran und wurden immer massiger. Bald waren sie über das Maß der beiden Eltern hinaus.

Ende Juli entpuppte sich das eine Tier als Männchen. Die Afterflosse begann sich zum Gonopodium umzugestalten. Sehr viel später erst zog sich die untere Kante der Schwanzflosse in die Länge, lange Zeit blieb es bei einer geringen Andeutung, und nur zögernd kam es zur Ausgestaltung des jetzigen Zustandes. Bei normalen Tieren setzt die Bildung des Schwertes kurz nach der Anlage des Gonopodiums ein und verläuft dann sehr rasch. Inzwischen war am 5. Juni ein Rückkreuzungsexperiment zwischen einem F_1-♀ und *Xiphophorus strigatus*-♂ angesetzt worden. Das Weibchen warf dreimal: am 3. Juli, am 30. Juli und vom 3. zum 4. September. Dann ging es durch einen Unglücksfall ein. Nach fast unvermeidlichen Verlusten waren im Mai 1913 51 erwachsene Tiere vorhanden, 29 Männchen und 22 Weibchen. Sie werden im folgenden als F_2-R bezeichnet werden, ihre Nachkommen als F_3-R.

Das zweite F_1-Weibchen und das F_1-Männchen wurden am 4. September 1912 vereinigt. Das Muttertier warf wie folgt: am 10. Februar, am 4. Mai, 6. Juli und 11. August. Von den ersten beiden Würfen sind jetzt noch 48 Tiere vorhanden, 33 Weibchen und 15 Männchen. Mit diesen F_2-Tieren sollen erst im Frühjahr 1914 weitere Versuche angestellt werden, wenn sie vollständig ausgereift sind.

II. Die Ausgangstiere, P-Generation.

Es soll hier nicht die Frage nach der systematischen Stellung der Eltern in ihrer ganzen Breite aufgerollt werden. Zur Charakterisierung genüge, daß sie sich in etwa 20 gut ausgesprochenen Merkmalen unterscheiden, eine Zahl, die für kreuzbare Arten bislang einzig dasteht. A. Langs *Helix*-Eltern differieren „nur“ in 15 Eigenschaften. Rein morphologisch sind die Gattungen in so vielen und mannigfachen, sowohl quantitativen als qualitativen Merkmalen unterschieden, daß sie kaum

zusammengeworfen werden können. LANGER[1]) (1913) tut es auf Grund der inneren Anatomie (des Skelettbaues) und der „Fähigkeit sich zu kreuzen". Es ist aber daran festzuhalten: für die Beurteilung der systematischen Stellung sind in erster Linie leicht zu eruierende morphologische Merkmale herbeizuziehen. Gewiß, leider ist es nicht immer dieselbe Kategorie von Eigenschaften, die zur Charakterisierung der systematischen Stellung dienen kann. Aber auf die spezielle Anatomie läßt sich die Systematik nicht mehr stellen. Dann könnte kein Stein auf dem andern bleiben. Ähnliche Befürchtungen gelten für die Verwendung des physiologischen Experiments: des serobiologischen und des Kreuzungsexperimentes, ganz abgesehen von der Gefahr des Zirkelschlusses. Wenn ein Schluß gezogen werden soll, so kann es nur der sein: die systematische Einreihung nach den üblichen Verfahren stimmt nicht immer überein mit der inneren, mit der natürlichen Verwandtschaft. Diese bringt selbstverständlich die tieferen Werte zum Ausdruck.

(Siehe Tabelle I auf Seite 76.)

Die eigentlichen P-Tiere sind nicht mehr vorhanden, wohl aber konnten Tiere aus dem gleichen Stamm variationsstatistisch untersucht werden. Als recht konstant erweist sich das Verhältnis der Körperlänge zur größten Höhe. Es beträgt bei *Xiphophorus*-Weibchen 3,30 : 1, beim Männchen 3,74 : 1; bei *Platypoecilius*-Weibchen 2,48 : 1, beim Männchen 2,47 : 1. Diese Verhältniszahlen gelten nur für die hier vorliegenden Stämme und nur für die ausgewachsenen Tiere. Im Laufe der Entwicklung treten erhebliche Verschiebungen ein. Die genaue variationsstatistische Untersuchung ist imgange, vorläufig sind exakte Angaben nur für die Männchen möglich. Hier geht bei jungen *Platypoecilius* das Verhältnis bis zu 2,93 : 1 herauf, bei *Xiphophorus* ist es umgekehrt, da nimmt die Schlankheit zu. So war das Verhältnis zweier ♂ 3,55 bez. 3,60 : 1; einige Wochen später aber 3,61 bez. 3,64 : 1. Weitere Verhältniszahlen für Merkmale, denen exakt beizukommen ist, finden sich in Tabelle II (S. 76).

Nächstdem liegen die deutlichsten Differenzen der beiden Gattungen in Färbung, Halbmond und Schwert, weswegen sie gesondert be-

[1]) LANGER, Beiträge zur Morphologie der viviparen Cyprinodontiden. Morphol. Jahrb. 1913. Vergl. dagegen C. TATE REGAN, A Revision of the Cyprinodont Fishes of the Subfamily Poeciliinae in Proc. of the Zool. Society of London 1913. Natürlich hat LANGER Recht, wenn er auf Grund seiner gründlichen und schönen Arbeit die nahe Verwandtschaft der beiden Gattungen behauptet. Der Systematiker aber — das ist REGAN — wird aus der inneren Anatomie Folgerungen nicht ziehen dürfen, er sieht zuviel äußere Verschiedenheiten.

Tabelle I.

Bezeichnung der Merkmale	Xiphophorus ♂	Xiphophorus ♀	F_1 ♀	F_1 ♂	Platypoecilius ♂	Platypoecilius ♀
Körper:						
Länge	43,0	52,0	57,5	54,0	26,0	31,0
Höhe	11,5	15,75	20,0	19,0	10,5	12,5
Schwanzstielhöhe	8,5	9,0	12,5	12,5	6,0	6,5
Schwert	40,0	—	—	21,0	—	—
Rückenflosse:						
Basis	10,0	11,0	11,0	9,5	4,5	5,5
Höhe	6,5	7,0	8,0	7,5	5,0	5,0
Zahl der Strahlen	13	13	11	11	11	11
Bauchflosse:						
Länge	9,5	7,5	9,5	10,0	4,5	5,5
Absatz des 1. Strahles	3,5	5,0	6,0	3,5	2,0	3,5
Zahl der Strahlen	6	6	6	6	6	6
Gonopodium:						
Länge	10,0	—	—	8,5	6,0	—
Afterflosse:						
vordere Kante	—	9,5	10,5	—	—	6,5
hintere „	—	—	11,0			
senkrechte „	—	9,25	—	—	—	6,5
Basis	—	3,75	—	—	—	3,0

Tabelle II.

Bezeichnung der Merkmale	Xiphophorus ♂	Xiphophorus ♀	F_1 ♀	F_1 ♂	Platypoecilius ♂	Platypoecilius ♀
Körperlänge: Höhe	3,74 : 1	3,30 : 1	2,87 : 1	2,84 : 1	2,47 : 1	2,48 : 1
„ Schwanzstielhöhe	5,05 : 1	5,77 : 1	4,6 : 1	4,32 : 1	4,33 : 1	4,76 : 1
„ Schwert	1 : 1	—	—	2,57 : 1	—	—
„ Länge der Bauchflosse	4,52 : 1	6,93 : 1	6,05 : 1	5,4 : 1	5,77 : 1	5,63 : 1
Bauchflossenlänge: 1. Absatz	2,71 : 1	1,5 : 1	1,58 : 1	2,85 : 1	2,25 : 1	1,57 : 1
Rückenflosse:						
Basis: Höhe	1,53 : 1	1,46 : 1	1,37 : 1	1,27 : 1	0,9 : 1	1,0 : 1

sprochen seien. *Xiphophorus* ist gelblich gefärbt, *Platypoecilius* graubraun. Auf der Seite der ersteren Art findet sich in der Mittellinie ein roter Zickzackstreifen, der sich aber selbständig verhält. Vergl. dazu die Figuren! *Platypoecilius* besitzt in der Schwanzflosse einen

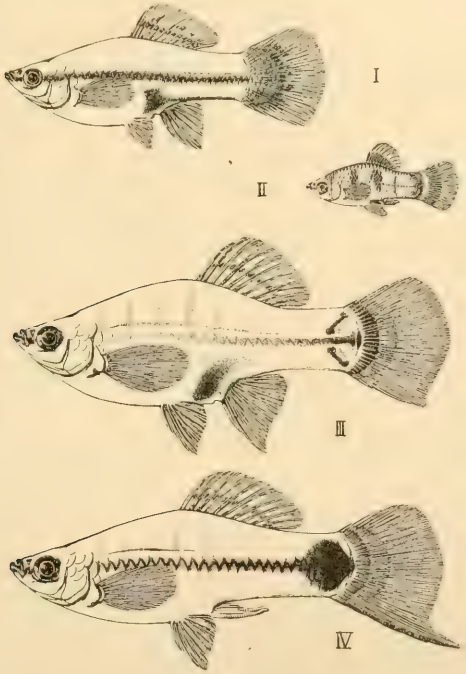


Fig. 1—4: P-Generation und Heterozygotengeneration.
1. *Xiphophorus strigatus*-Weibchen. — 2. *Platypoecilius maculatus* Stammform-Männchen.
3. Bastardweibchen. — 4. Bastardmännchen.

schwarzen Halbmond, der durch schwarzes Pigment längs der Flossenstrahlen zustande kommt. In diesem Merkmal ist der Stamm nicht rein, bei einzelnen Individuen ist der Halbmond in der Mitte unterbrochen. Über das Schwert der *Xiphophorus*-Männchen ließe sich eine lange gesonderte Betrachtung anstellen. Es ist ein sekundärer Ge-

schlechtscharakter, der die beiden Gattungen am auffälligsten scheidet. Beim ausgewachsenen Tier ist es nahezu ebenso lang wie der Körper, also Körperlänge : Schwert = 1 : 1,1.

III. Die F_1-Bastarde.

In Tabelle I und II sind die Maße und Werte für die Bastarde bereits angeführt worden. Hinsichtlich der Valenz scheiden sich die Merkmale in fünf Gruppen: dominante, rezessive, intermediäre und Übergänge. Vergl. hierzu Tabelle III und Abbildung 3 und 4!

Tabelle III.

Merkmale	F_1 ♀	F_1 ♂
Körperlänge: Schwanzstielhöhe	*Platypoecilius* dominant	*Platypoecilius* dominant
Zahl der Rückenflossenstrahlen	„ „	„ „
Halbmond	„ „	„ „
Schwanzwurzelfleck	„ „	„ „
Psychische Charaktere . . .	„ „	„ „
Körpergestalt	patroklin	patroklin
Senkrechte Querstreifen . .	intermediär	intermediär
Form der Bauchflosse . . .	„	„
Schwert	„	„
Färbung	matroklin	matroklin
Form der Rückenflosse . .	*Xiphophorus* dominant	*Xiphophorus* dominant
Roter Zickzackstreifen . . .	„ „	„ „

Die F_1-Tiere sind als hybride Konglomerate zu bewerten; sie setzen sich aus den Charakteren beider Gattungen zusammen, sowie solchen, die die Mitte halten. Wo sich in der Literatur Art- oder gar Gattungsbastarde finden, sind sie vielfach als intermediär bezeichnet. Diese Bezeichnung ist offenbar nur dann richtig, wenn sich jedes einzelne Merkmal intermediär verhält. Werden aber entfernt stehende Formen, die in vielen Eigenschaften differieren, gekreuzt, dann dürfte sich kaum eine Eigenschaft genau so wie die andere verhalten. Das lehrt die exakte Analyse im vorliegenden Fall. Es bewährt sich eben der alte Satz, daß die Merkmale ihre biologische Selbständigkeit gerade im Vererbungsexperiment bewahren. Vom *Zea*-Typus her ist an dem

Terminus „intermediär" für das einzelne Merkmal festzuhalten. Auf das Gesamtprodukt einer Kreuzung darf der Terminus nur in einem Sonderfalle angewandt werden: wenn zufällig sämtliche Merkmale tatsächlich intermediär sind. Am besten wird der Doppelsinn ganz vermieden.

In den psychischen Charakteren sind die Bastarde durchaus nach *Platypoecilius* geschlagen. Sie haben deren Trägheit geerbt. Gern stehen sie längere Zeit ruhig am gleichen Ort. Nie war ein stürmisches Liebesspiel wie bei *Xiphophorus* zu beobachten. Das ist namentlich in einem Punkte sehr interessant. Das *Xiphophorus*-Männchen benützt beim Liebesspiel sein Schwert und kitzelt damit das Weibchen in einer ganz charakteristischen Weise. Nun hat zwar das F_1-Männchen ein Schwert, aber es macht davon keinen Gebrauch. Also ein Organ ohne Funktion! Der zugehörige Instinkt ist einfach rezessiv.

Eine ganz besondere Bedeutung kommt nach dem jetzigen Stand des vererbungstheoretischen Experiments dem Vergleiche der F_1-Tiere untereinander zu. Um es gleich vorwegzunehmen: abgesehen von geringer Variabilität sind die Bastarde uniform[1]). Darüber ist Tabelle I und II zu vergleichen. Das durch Unglücksfall verschiedene Weibchen war vorher leider nicht gemessen worden. Aber es glich durchaus dem andern, bis auf einen Punkt: der schwarze Fleck an der Schwanzwurzel war nicht kreisrund, sondern in bestimmter Weise (s. Fig. 3!) aufgelöst. Die Erklärung ist sehr einfach. Darin ist das Ausgangsmaterial nicht rein. Einzelne *Platypoecilius*-Männchen zeigen den Fleck in eben derselben eigenartigen Form.

[1]) Arnold Lang (diese Ztschr. IV, 1910/11, S. 1—23) unterscheidet bei Besprechung von Castles Kaninchenergebnissen 1. intermediäre Vererbung („blending inheritance") und 2. alternative (Mendelsche V.). Ad 1: F_1 sei multiform (Pleiotypie), die Individuen geben eine symmetrische Kurve von matroklin über intermediär zu patroklin. Ad 2: F_1 oft ebenfalls intermediär (Zea-Typus), aber immer uniform, abgesehen von fluktuierender Variabilität. Was Lang damit sagen will, ist dies: bei alternativer V. sind die F_1 zwar (ebenso wie bei intermediärer) heterozygot, aber **untereinander** genotypisch völlig gleich, daher auch phaenotypisch gleich. In seinen „Elementen", II. Aufl., S. 551, sagt Johannsen: „In bezug auf die allgemeinen Eigenschaften der F_1-Generationen sei nur noch betont, daß, wo die beiden P-Organismen ganz homozygot sind, werden alle F_1-Geschwister selbstverständlich isogen." Johannsen scheint also anzunehmen, daß die P bei intermediärer V. heterozygot sind. Das ist nicht richtig. Wenn auch eine Eigenschaft plurifaktoriell bedingt ist, deswegen bleibt das Individuum homozygot. So ist bei einem bestimmten homozygoten Biotypus Nilsson-Ehles die rote Körnerfarbe durch drei Faktoren bedingt: R_1R_1, R_2R_2, R_3R_3. Die gleichsinnigen Faktoren treten ja immer erst bei Kreuzung hervor! Außerdem ist hier bei J. das Wort „homozygot" nicht korrekt gebraucht. Eine Homozygote entsteht, wenn sich genotypisch gleiche Organismen vereinigen. Dann aber sprechen wir nicht von Kreuzung, nicht von F_1.

Immerhin sei mit Rücksicht auf die geringe Zahl der F_1-Tiere die Behauptung der Uniformität mit aller nötigen Reserve ausgesprochen. Es könnten ja auch die immer an Zahl dominierenden Mittelglieder einer multiformen Reihe vorliegen, wenngleich dies im Hinblick auf das selbständige Verhalten der einzelnen Merkmale wenig wahrscheinlich ist. Experimente, um zur Entscheidung ausreichendes F_1-Material zu bekommen, sind imgange.

Das Luxurieren ist eine bei Bastarden längst bekannte Erscheinung. Die vorliegenden zeigen einen wahren Riesenwuchs. Sie übertreffen die Eltern bei weitem. Das stattlichste *Xiphophorus*-Männchen, das je gemessen wurde, war 43,0 mm lang; das Bastard-Männchen mißt 54,0 mm, das Weibchen gar 57,5 mm. Auch unter den F_2R-Tieren ist ein Männchen mit Gardemaß, es ist 52,5 mm lang. (S. Fig. 11 auf S. 91!)

IV. Vererbung der Geschlechtscharaktere durch den heterologen Organismus. Erbformeln.

Es handelt sich um zwei Gattungen, in deren jeder ausgesprochen sexueller Dimorphismus herrscht. Das *Xiphophorus*-Männchen hat vor dem Weibchen voraus 1. das schon besprochene Schwert, 2. die schlankere Körpergestalt, 3. eine lang ausgezogene, am Vorderrand mit tiefer Kerbe versehene Bauchflosse, deren erster Strahl nur etwa ein Drittel der Länge des zweiten beträgt. Beim *Platypoecilius*-Männchen ist ebenfalls die Bauchflosse anders gestaltet wie die des Weibchens. Dazu kommt die größere Schlankheit, die sich in dem Verhältnis der Körperlänge zur Schwanzstielhöhe ausspricht. Vergl. Tabelle I und II!

Wie sich im folgenden zeigt, sind damit außerordentlich günstige Bedingungen für die vererbungstheoretische Lösung des Problems der sekundären Geschlechtscharaktere gegeben. Es lassen sich zu dem Ende mehrere Wege einschlagen: Kreuzung von Formen mit intrasexuellem Dimorphismus, oder sexuell dimorphen mit nichtdimorphen. Einen dritten Weg hat Goldschmidt bei *Lymantria* gezeigt. Es ist theoretisch sofort ersichtlich, daß hier ein neuer und wertvoller Fall vorliegt: Bastardierung zweier Formen, die beide in sich sexuell dimorph sind, jede für sich in eigenartiger Weise. Gewisse Berührungen mit dem *Lymantria*-Fall sind nicht zu verkennen.

Als P_1-Mutter wurde ein *Xiphophorus*-Weibchen verwandt. Das F_1-Männchen zeigt dennoch das Schwert. Demnach ist durch das Weibchen hindurch ein typisch männliches Geschlechtsmerkmal vererbt worden.

Die Bauchflosse des F_1-Weibchens erscheint intermediär. Aber in F_2 — das muß hier voraus genommen werden — finden sich Weibchen mit der typischen Bauchflosse des *Platypoecilius*-Weibchens. Durch das Männchen hindurch ist ein weiblicher Geschlechtscharakter vererbt worden.

Die in Frage kommenden Eigenschaften sind so exakt faßbar wie nur irgend etwas. Bisher waren bei Tieren in dieser Hinsicht meist physiologische Charaktere zur Beobachtung gekommen, z. B. führte ein Hahn die höhere Legefähigkeit, ein Ochse den höheren Milchertrag in die Kreuzung ein. Bei *Lymantria* ist es die Färbung: Gynandromorphe entstehen sowohl vom Weibchen als vom Männchen aus. Physiologische Eigenschaften aber pflegen recht dehnbar zu sein. Das neue Beispiel ist nächst *Lymantria* das zweite, an dem die Heterozygotie beider Geschlechter am gleichen Objekt in einwandfreier Weise dargetan wird.

Zur vollständigen Erklärung dieser Verhältnisse reicht die alte Formel von Bateson (Ff-Weibchen, ff-Männchen) nicht aus, ebensowenig natürlich ihre von Goldschmidt auf die sekundären Charaktere ausgedehnte Fassung: FfGgAa-Weibchen, ffggAA-Männchen. Es kann nur ein System in Frage kommen, das in beiden Geschlechtern mit positiven Faktoren arbeitet. Bei *Lymantria* ist Goldschmidt durch den Gynandromorphismus zu folgender Erbformel gedrängt worden: FFMMGGAA-Männchen. FFGGMmAa-Weibchen. Dabei sind M und A epistatisch. FG einerseits, MA andererseits sind in verschiedenen Chromosomen lokalisiert, so daß das Weibchen Gameten bildet FMGA und FmGa. Diese Formel bewährt auch im vorliegenden Fall ihre Überlegenheit über die alte von Bateson. Es sei *Xiphophorus*-Männchen = FFMMGGAA, das Weibchen = FFGGMmAa. Dann verläuft die Sache wie folgt:

	FFMMGGAA ♂	/	FFGGMmAa ♀
Gameten:	FGMA		FGMA
			FGma
	FFGGMMAA		FFGGMmAa
	♂		♀

Nun soll einmal A nicht die Gesamtheit der männlichen Charaktere repräsentieren, sondern lediglich das Schwert. Dann ist die Frage die, wie die Erbformel von *Platypoecilius*-Männchen zu schreiben ist. Wahrscheinlich ist das Schwert als Summationsmutante entstanden. Gleichzeitig trat korrelativ der Instinkt auf, davon im Liebesspiel Gebrauch zu machen. Natürlich gelangten die so begünstigten Männchen

vorzugsweise zur Begattung. So kam es zur erblichen Fixierung des Merkmals. Daraus geht hervor, daß es ganz sinnlos sein würde, in die Erbformel von *Platypoecilius*-Männchen aa aufzunehmen. Das wäre nur berechtigt im Falle einer Verlustmutante. Dagegen spricht auch die Überlegung, daß das *Platypoecilius*-♂ nicht gut dasselbe a haben könnte wie *Xiphophorus*-Weibchen. Die Formel für *Platypoecilius*-♂ lautet also FFMMGG.

P:	♂ FFMMGG	/	FFGGMmAa ♀
Gameten:	FGM		FGMA
			FGma
F_1:	FFGGMMA ♂		FFGGMma ♀

Formell korrekter und doch tatsächlich richtig lassen sich die Formeln so darstellen:

P:	♂ FFMMGGO_AO_A	/	FFGGMmAa ♀
Gameten:	FGMO_A		FGMA
			FGma
F_1:	FFGGMMAO_A ♂		FFGGMmO_Aa ♀

Im Hinblick auf DE MELJERE (Arch. f. Rass. Gesbiol. 1913) möchte ich ganz besonders feststellen, daß mir vorderhand das entscheidende Experiment darüber fehlt, **welches** Geschlecht heterozygot ist. Doch kann es nicht schwer sein, die Entscheidung herbeizuführen.

V. Die F_1-Bastarde der reziproken Kreuzung.

In den „Blättern für Aquarien- und Terrarienkunde" hat ein Liebhaber, Herr CARL HAFFNER, Angaben über die reziproke Kreuzung veröffentlicht. Allerdings verwandte er nicht die Stammform von *Platypoecilius*, sondern die Varietät pulchra. An der Sache, worauf es ankommt, wird dadurch nichts geändert, wenngleich ohne weiteres vergleichbare Verhältnisse damit nicht gegeben sind. Herr HAFFNER war so liebenswürdig, das Tier zwecks genauer Analyse dem Verfasser auszuleihen. Ein 2. und 3. Tier dieser Kreuzung war dem Magdeburger Museum überwiesen worden und wurde hier ausgebeten.

Bezüglich der Maße und Verhältniszahlen ist Tabelle IV zu vergleichen, bezüglich der Valenz der einzelne Merkmale Tabelle V.

Eins zeigen die Tabellen auf den ersten Blick: In F_1 tritt eine Spaltung hervor, die Männchen sind unter sich gleich, ebenso die Weibchen. Es treten die beiden elterlichen Typen wieder auf, rein aber nur in der Körpergestalt und gewissen Färbungscharakteren. Die

Tabelle IV.

Merkmale	Nürnberger ♂	Magdeburger ♂	Magdeburger ♀
Körperlänge . .	35,0	27,5	44,5
Höhe	10,5	8,25	18,0
Schwert . . .	19,0	13,5	—
Rückenflosse:			
Höhe	—	5,0	6,5
Basis	—	5,0	7,5
Körperlänge: Höhe	3,33 : 1	3,33 : 1	2,47 : 1
„ : Schwert . . .	1,84 : 1	2,03 : 1	—
Rückenflosse:			
Basis: Höhe	—	1 : 1	1,1 : 1

Tabelle V.

Merkmale	Nürnberger ♂	Magdeburger ♂	Magdeburger ♀
Körperlänge: Höhe .	*Xiph.* dominant	*Xiph.* dominant	*Platyp.* dominant
„ : Schwert	intermediär	intermediär	—
Rückenflosse:			
Basis: Höhe . . .	—	*Platyp.* dominant	*Platyp.* dominant
Gonopodium	*Platyp.* dominant	„ „	—
Färbung	matroklin	matroklin	patroklin
Roter Zickzackstreifen	*Platyp.* dominant	*Platyp.* dominant	*Xiph.* dominant
pulchra-Scheckung .	„ „	„ „	„ „

übrigen Merkmale verhalten sich durchaus selbständig. Übrigens liegt ja schon bei gewöhnlichem Di- oder Trihybridismus die Sache nicht immer so, daß sich die dominanten Merkmale auf der einen, die rezessiven auf der andern Seite finden. Vielmehr spielt die Valenzverteilung keine Rolle. Es können mit dem gleichen Resultat gekreuzt werden

ABC / abc
oder ABc / abC
oder Abc / aBC

Es fragt sich nun, wie diese Bastarde theoretisch zu bewerten sind. Werden nur die rein spaltenden Merkmale ins Auge gefaßt, dann taucht sofort der Gedanke an gewisse STANDFUSSsche Ergebnisse bei Lepidopteren-Hybriden auf, wo auch die elterlichen Formen rein erscheinen. Doch ist die Parallele nicht durchzuführen, weil jedes der

vielen Merkmale eine eigene Bewegung hat. Ebenso wenig paßt das Schema der multiformen Reihe; denn der Zufall müßte sich ganz und gar nicht nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung richten, wenn er gerade in ziemlicher Anzahl die Formen erscheinen ließe, die nach theoretischer Erwartung am seltensten sein sollen. Nach den vorliegenden Befunden ließe sich überhaupt mancherlei gegen die multiforme Reihe, die eine symmetrische Kurve mit Überwiegen der „intermediären" Werte bilden soll, sagen.

Die Schwierigkeit löst sich am einfachsten, wenn mit der Möglichkeit einer sexuellen Differenz in der Potenz einzelner Faktoren gerechnet wird. In Hinsicht auf den Faktor „Körpergestalt" ist die höhere Potenz immer aufseiten der Männchen. Voraussetzung: das epistatische Minimum beträgt 25, die Potenz des einen Männchens 45, die des andern 40; die des *Xiph.*-Weibchens 15, die des andern aber mehr, nämlich 25. Also:

1. *Xiph.* ♀ = 15 / *Plat.* ♂ = 40
2. *Xiph.* ♂ = 45 / *Plat.* ♀ = 25

Der erste Fall liegt klar, nicht so der zweite. Die Potentialdifferenz liegt unter dem epistatischen Minimum. Gewöhnlich hat das intermediäres Verhalten zurfolge (Gynandromorphe sind in diesem Sinne intermediär), d. h. die Merkmale halten sich in ihrer Potenz die Wage und bestehen nebeneinander. Hier wird dadurch vielleicht in Korrelation mit dem Geschlecht die Selbständigkeit der Faktoren bedingt.

VI. Vergleich der beiden Kreuzungen. Theoretische Erwartungen für F_2 und F_2R.

Bastardierung hat in vielen Fällen dann, wenn beide Richtungen eingeschlagen wurden, zu einer Differenz geführt. So ist es auch hier. Als Produkt der Kreuzung *Xiphophorus*-Weibchen × *Platypoecilius*-Männchen erscheinen uniforme Bastarde, die Hybridengeneration der reziproken Kreuzung läßt infolge sexueller Potentialdifferenz eine „Spaltung" erkennen. Der biologische Wert dieser Differenz darf nicht überschätzt werden, in vererbungstheoretischer Hinsicht ist er jedenfalls ganz gering. Beide Kreuzungen sind deutlich alternativer Natur. Das geht aus dem hierarchischen Verhalten der einzelnen Merkmale hervor.

Diesen Erwägungen entsprechend wird die Voraussage für F_2 durchaus gleich lauten. Es ist eine Spaltung zu erwarten. Dasselbe steht für F_2R in Aussicht. Da in F_1 bez. der Körpergestalt *Platypoe-*

cilius dominant ist, muß bei Rückkreuzung mit *Xiphophorus*-Männchen zumindest die rezessive Form rein erscheinen. Im Hinblick auf ein so ausgezeichnetes Merkmal wie das Schwert muß eine Rückkreuzung des F_1-Weibchen mit *Platypoecilius* von noch größerem Interesse sein.

VII. Überblick über die weiteren Experimente.

Im Frühjahr 1913 waren von F_2R noch 51 Tiere vorhanden, davon wurden 29 als Männchen, 22 als Weibchen beurteilt. In der zweiten Hälfte des August hoben sich dann unter den Weibchen 7 Individuen heraus, die sämtlich durch eine sehr kleine Afterflosse gekennzeichnet waren. Ein Tier wurde anatomisch untersucht und wies einen

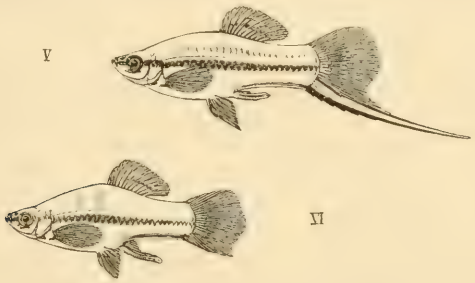


Fig. 5 und 6: F_2R-Rückkreuzungstiere.
5. Männchen mit dominantem Schwert. — 6. Ein Männchen aus einer Serie, in der sich im Frühjahr 1913 physiologische Hemmung in der Ausbildung der sekundären Charaktere zeigte. Schwert eben angedeutet, Gonopodium halb ausgebildet.

Hoden auf, der aber noch ein ganz schwaches Fädchen war. Bei Betrachtung mit der Lupe ergibt sich, daß der 3. Flossenstrahl der Afterflosse etwas verdickt ist: offenbar der Beginn der Gonopodienbildung. Während bei normalen Individuen die einmal begonnene Gonopodienbildung sehr rasch vorwärts schreitet, ist hier seit dem August nur ein kaum merkbarer Fortschritt zu verzeichnen. Vorläufig ist gar nicht sicher zu sagen, wie diese Tiere zu beurteilen sind: ob es sich um Gynandromorphe handelt oder ob eine einfache physiologische Hemmung vorliegt. Letzterer Gedanke liegt deswegen nahe, weil sich inzwischen eines der Tiere zum vollständigen Männchen mit allen seinen Attributen entwickelt hat. Es lohnt sich, dieses Tier etwas näher zu betrachten. Der erste Anblick ist ganz und gar überraschend: es repräsentiert eine

Mischung der beiden Elterntypen. *Platypoecilius* ist dominant in der Körpergestalt und in der Form der Bauchflosse, *Xiphophorus* in Rückenflosse und Färbung, dazu tritt das intermediäre Schwert. Im ganzen genommen repräsentiert sich das Tier als ein *Platypoecilius* mit Schwert. Es übertrifft in seinen Ausmaßen beide Elterformen. (Vergl. Tabellen VI und VII! Das eben beschriebene Tier ist darin Nr. 1. S. auch Fig. 11!) Vielleicht bewegt sich die Entwicklung der übrigen Individuen dieses Typus in derselben Richtung, nur liegen irgend welche Hemmungen vor.

Tabelle VI.

Merkmal	1	2	3 Halbmond	4	5	6	7
Körperlänge . .	5,25	4,2	3,85	3,85	4,5	4,05	4,3
Höhe	21,5	14,75	13,5	14,25	16,5	13,25	14,5
Schwanzstielhöhe	12,5	8,5	8,5	8,25	10,0	8,5	8,0
Rückenflosse:							
Basis	11,0	8,5	8,5	8,5	8,75	8,5	8,5
Höhe	8,0	6,25	6,0	5,75	6,5	6,5	7,0

Tabelle VII.

Merkmal	1	2	3 Halbmond	4	5	6	7
Körperlänge:							
Höhe	2,44 : 1	2,84 : 1	2,85 : 1	2,70 : 1	2,48 : 1	3,01 : 1	2,96 : 1
Schwanzstielhöhe	4,2 : 1	4,94 : 1	4,52 : 1	4,66 : 1	4,5 : 1	4,76 : 1	5,37 : 1
Rückenflosse:							
Basis : Höhe . .	1,37 : 1	1,36 : 1	1,41 : 1	1,47 : 1	1,34 : 1	1,30 : 1	1,21 : 1

Mit der Erkennung der wirklichen Natur dieser Tiere als Männchen erhöht sich deren Zahl auf 36, die Zahl der Weibchen geht auf 15 herunter. Sollte hier kein Zufallsergebnis vorliegen, sondern die Verwendung eines Männchens bei der Rückkreuzung von Einfluß sein?

Der Gesamteindruck von F_2R ist eine deutliche Annäherung an *Xiphophorus*. Und doch kann nicht von $^3/_4$-Blut gesprochen werden. Dazu sind die Unterschiede zu gut ausgeprägt. Die Männchen besitzen zwar sämtlich ein Schwert, aber es tritt in allen Graden der Ausbildung auf: vom eben angedeuteten bis zum wirklichen *Xiphophorus*-Schwert. Für den flüchtigen Beobachter hat sich die größte Annäherung an den zur Rückkreuzung verwandten P-Elter vollzogen in Färbung und Gestalt.

Beides ist nicht weiter verwunderlich. In F_1 war die *Xiph.*-Färbung dominant, also:

$$Dr \times DD = DD + Dr.$$

Da in bezug auf die Körperform in F_1 starke Annäherung an *Platypoecilius* herrscht, so wird in F_2 gerade die rezessive Form rein auftreten:

$$Dr \times rr = Dr + rr.$$
$$Px \times xx = Px + xx.$$

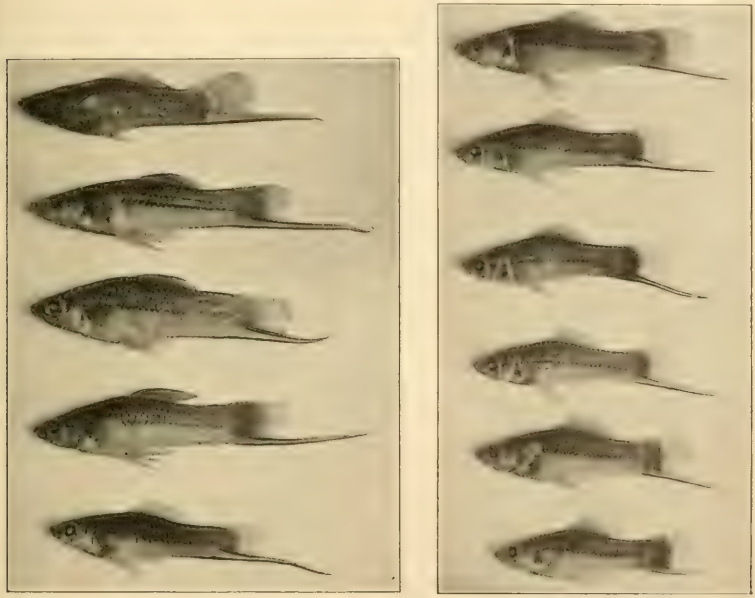


Fig. 7: Serie von F_2 R-Männchen zur Illustration des verschiedenen Index von L : H und von L : Schwert.

Einen völlig anderen Eindruck rufen die reinen F_2 hervor. Hier herrscht allergrößte Mannigfaltigkeit. Für den äußeren Eindruck kommen etwa folgende Merkmale in Frage: die Färbung, der rote Zick-Zackstreifen, der Halbmond, der Schwanzwurzelfleck, die Körperform, die Gestalt der Bauchflossen und das Schwert. Da, wie später noch zu zeigen sein wird, an der Färbung wenigstens drei ungleichsinnige Faktoren mit-

wirken, so sei einmal mit 10 Genen gerechnet. Bekanntlich geben diese über eine Million Kombinationen in F_2. Darunter sind 1024 Homozygoten, ebenso viele Phänotypen, vollkommene Dominanz vorausgesetzt. Bei vollkommenem *Zea*-Typus springt die Zahl der Phänotypen außerordentlich in die Höhe. Im vorliegenden Falle würde eine mittlere Zahl infrage kommen, die aber daran nichts ändern kann, daß hier praktisch ganz und gar unübersehbare Verhältnisse vorliegen. So gering nun auch im Vergleich zu den theoretisch erforderlichen Zahlen die wirklich erhaltenen erscheinen, sie genügen für manchen interessanten Aufschluß, d. h. für die Feststellung der zugrunde liegenden Prinzipien. Im folgenden sollen nun einige Merkmale einzeln betrachtet werden.

VIII. Der Halbmond.

Der von *Platypoecilius* stammende Halbmond ist ein ganz vorzügliches Merkmal, das sehr scharf ausgeprägt ist. Leider war der Ausgangsstamm insofern nicht ganz rein, als einige Tiere nicht den streng in sich geschlossenen, sondern einen in zwei Punkte aufgelösten Halbmond zeigten. In F_2 ist das wohl zu beachten: in den Fällen nämlich, wo intermediäres Verhalten vorzuliegen scheint. In F_1 tritt das Merkmal ganz ausgesprochen auf. Deswegen sollte es in F_2R in dem Verhältnis wiederkehren, daß sich die Individuen, die es besitzen, zu den Rezessiven verhalten wie 1 : 1. In Wirklichkeit aber besitzen nur 15 Tiere den Halbmond, während ihn 36 nicht aufweisen. Das ist ein Verhältnis wie $1 : 2^2/_5$, also ein gegen die Erwartung viel zu geringes Verhältnis. Sowohl in F_2R als auch in F_2 rein treten weniger Tiere mit Halbmond auf, als der Erwartung entspricht. So lautet die Voraussage für F_2 3 : 1, das wirkliche Ergebnis aber $1^2/_3 : 1$.

Auch hier möchte ich mit einer sexuellen Differenz des Faktors „Halbmond" rechnen oder richtiger des Faktors „Nicht-Halbmond".

$$P: \quad \underline{\varphi\ xx} \times \underline{PP\ \sigma^{\prime}}$$

$$F_1: \quad \underline{xP} + \underline{xP}$$

$$\underline{F_1\ \varphi\ Px} \times \underline{x_1x_1\ \sigma^{\prime}}$$

$$F_2R: \quad \underline{Px_1} + \underline{xx_1}$$

Vielleicht ist die Potenz des Faktors „Nicht-Halbmond" gegenüber seinem Partner eine andere, wenn er vom *Xiph.*-Weibchen als wenn er vom Männchen stammt, daher die verschiedene Bezeichnung als x und x_1. Doch ist das vorläufig nur eine Vermutung, die z. B. die wirklichen

Zahlenverhältnisse auch nicht erklären kann. Übrigens sollen die mit dem „Potenzbegriff" gegebenen Schwierigkeiten durchaus nicht verkannt und unterschätzt werden.

Tabelle VIII: Verhältniszahlen für F_2R.

Kl : Schwert	Kl : H	Kl : Stiel	Kl : Fl[1])	B : H Rückenflosse	
1,10	3,0	4,47	4,23	1,11	
1,12	3,15	4,8	4,33	1,21	
1,24	3,16	4,95	4,43	1,28	
1,28	3,23	5,0	4,58	1,29	
1,38	3,29	5,04	4,61	1,29	
1,38	3,29	5,08	4,61	1,29	
1,51	3,33	5,09	4,61	1,29	
1,52	3,33	5,12	4,75	1,30	
1,57	3,35	5,16	4,83	1,32	
1,62	3,42	5,25	5,0	1,33	
1,62	3,45	5,40	5,04	1,33	
1,66	3,46	5,45	5,07	1,33	
1,75	3,50	5,45	5,09	1,40	
1,80	3,62	5,46	5,22	1,45	
1,85	3,76	5,52	5,30	1,45	
2,0	4,0	5,75	5,33	1,5	
2,39	4,03	5,77	5,43	1,55	
2,46	—	5,84	—	—	
Gonopodium in Weiterentwicklung gehemmt	**2,44**	4,2	**6,17**	1,21	Vergl. Tab. VI u. VII
	2,48	4,5	**6,23**	1,30	
	2,70	4,52	**6,41**	1,34	
	2,84	4,66	**6,41**	1,36	
	2,85	4,76	**6,43**	1,37	
	2,96	4,94	**6,46**	1,41	
	3,01	5,37	**7,16**	1,47	

IX. Körpergestalt und Schwert.

Es sind zwei mendelistische Erbeinheiten, die sich ähnlich verhalten, weswegen ihre gemeinsame Betrachtung angezeigt ist. Für die Körpergestalt ausschlaggebend ist das Verhältnis von Körperlänge zu Höhe und von Länge zu Höhe des Schwanzstiels. Wie Tabelle VIII für F_2R lehrt, ergeben beide Verhältnisse eine aufsteigende Reihe, die lückenlos von 2,44 bis 4,03, bezw. von 4,2 bis 5,84 fortschreitet, das

[1]) Soll bedeuten Körperlänge : Länge (= längstem Strahl) der Bauchflosse.

heißt: findet sich sowohl das reine *Xiphophorus*- als auch das reine *Platypoecilus*-Verhältnis. Ja, es treten sogar Charaktere auf, die über die beiden Stammformen hinausgreifen. In F_2 konnten bisher Messungen nicht vorgenommen werden. Immerhin lehren die Maße zweier ♂, daß zumindest intermediäre und reine *Plat.*-Formen auftreten.

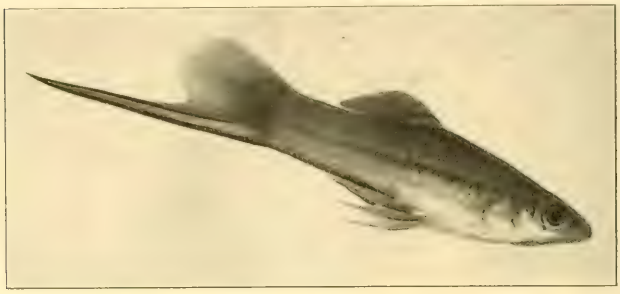


Fig. 8. F_2R-Männchen.
Tier mit dominantem Schwert (L : Sch = 1,38 : 1), L : H = 3,62 : 1.

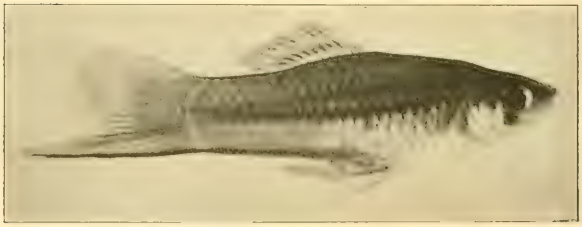


Fig. 9. F_2R-Männchen.
Tier mit „intermediärem" Schwert (L : Sch = 2 : 0 : 1), L : H = 3,15 : 1.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse für das Schwert. In F_2 sind unter 14 Männchen sieben, die nur eben eine Andeutung, eine ganz kurze Spitze besitzen; 3 haben ein etwas längeres Schwert, das über die Maße des F_1-Männchens hinausgreift. 4 Individuen folgen *Platypoecilus*. Die graphische Darstellung ergibt eine nahezu symmetrische Kurve. Im Gegensatz dazu stellt sich bei F_2R eine asymmetrische Kurve heraus. Sie ist der äußere Ausdruck einer kontinuierlichen Variationsreihe.

Zur Erklärung dieser Dinge muß auf das Prinzip der homomeren Faktoren zurückgegriffen werden. Dabei ist sehr interessant, daß die Rückkreuzung die Homomerie nicht zu verwischen vermochte. Auf dieses Prinzip hätte auch geschlossen werden müssen, wenn allein F_2R

Fig. 10. F_2R-Männchen.
Ein Tier aus einer Serie, in der sich im Frühjahr 1913 Hemmung in der Ausbildung der sekundären Charaktere geltend machte, ähnlich den Tieren, die von August ab auf einem gewissen Anfangsstadium verharrten. (S. Text!)

Fig. 11. F_2R-Männchen.
Platypoecilius-Typ mit Schwert, das zur Zeit der Aufnahme nur eben angedeutet war und deutlich zu sehen ist, Gonopodium weit vorgeschritten. L : H = 2,44 : 1. Rückenflosse 1,37 : 1. (S. Tabelle VI und VII Nr. 1!)

vorlag. Genaue Erörterungen sind natürlich nur möglich auf Grund aller Zahlen. Wenigstens für das Schwert sei mehr schematisch die Sachlage erörtert. Wahrscheinlich ist mit drei Faktoren auszukommen, also seien angenommen ABC, jeder entspricht einem bestimmten Aus-

bildungsgrade des Merkmals: AA = 2, BB = 4, CC = 6. Die Wirkungen addieren sich, also: AABBCC = 12 (= *Xiphophorus);* aabbcc = 0 (*Platypoecilius*). Die Rezessiven drücken die Dominanten auf die Hälfte ihrer Wirkung herab: AABbCc = 7. Dann bilden die 64 Individuen eine Reihe wie folgt.

0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12
1 2 3 6 7 8 10 8 7 6 3 2 1

Nun liegen die Dinge so, daß in F_1 die Verhältniszahl entweder in der Mitte dieser symmetrischen Reihe liegt oder aber erheblich nach links verschoben. Das erstere Resultat hat sich herausgestellt bei Verwendung eines schwerttragenden Männchens in P, das letztere, wenn ein *Platypoecilus*-Männchen verwandt wurde. Verhältniszahl bei 1: im Mittel 1,93; bei 2: 2,57. Bei Einsetzung der wirklichen Werte ist folgende Tabelle IX möglich.

Tabelle IX.

Verhältniszahl	Pl	3,144	2,982	2,820	2,658	2,496	2,334	2,172	2,010	1,848	1,686	1,524	1,262	1,100
F_1					2,57 Xi ♀ × Pl ♂				2,03 Xi ♂ × Pl ♀	1,83				
F_2	4		7			2?			1					
F_2R						1	1	—	1	2	4	4	3	2

Ein Blick in die Spalte für F_1 bringt die ganz erhebliche Differenz erst recht zum Bewußtsein. Wie schon für die Körpergestalt anzunehmen war, so ist auch für das Schwert eine Potentialdifferenz der Geschlechter festzustellen. Im unterschiedlichen Ausfall der F_1-Individuen, je nachdem, ob in P ein Tier verwandt wurde, dem der sekundäre Charakter zukommt oder nicht, ist ein exaktes Maß gegeben für die genaue Analyse der Potentialdifferenz in den Geschlechtern. Selbstverständlich ist dafür eine sehr große Zahl von F_1-Tieren nötig und auch sonst wollen manche Kautelen beachtet sein, aber eine ausgezeichnete Möglichkeit liegt vor, da das Schwert ein quantitativ faßbares Merkmal ist.

Die Betrachtung für die Gestalt hätte ähnlich zu verlaufen. Nur müßte zur Erklärung der Transgressionen in F_2 noch ein besonderer Verlängerungsfaktor eingeführt werden in dem Sinne, wie das z. B. Bateson bei *Lathyrus odoratus* tut.

X. Die Färbung.

Die beiden F_1 ♀ weisen ein intermediäres Kleid auf, das aber stark matroklin ist, d. h. den gelben Ton der *Xiphophorus* schön zur Geltung kommen läßt. Das ♂ weicht ein wenig davon ab. Über ihm liegt ein leichter Hauch von Orange, der jedoch nicht stark genug ist, um

Fig. 12.

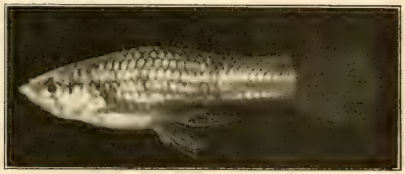


Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 12—14: F_2-Männchen.
12. *Platypoecilius*-Typus. L : H = 2,5 : 1. Gonopodium in Bildung. Rückenflosse 1,27 : 1. — 13. Typus mit Andeutung von Schwert. L : H = 3,26 : 1. L : Schwert = 3,20 : 1. Rückenflosse 1,42 : 1. — 14. Typus mit langem Schwert. L : Schwert = 2,04 : 1. L : H = 2,84 : 1.

die gelbliche *Xiphophorus*-Grundfärbung zu verdecken. Besonders deutlich tritt das Orange in der Schwanzflosse hervor.

In F_2R besitzt die Mehrzahl der Individuen ausgeprägt gelbliche Färbung, einige wenige zeigen aber doch ziemlich oder auch ganz rein das schmutzige Braungrau des *Platypoecilius*.

In F_2 finden sich neben Tieren mit reiner *Platypoecilius* Färbung solche, die wahrscheinlich Übergänge zur anderen Gattung darstellen. Mit Sicherheit ist das vorläufig nicht zu sagen, denn die Beurteilung dieses Charakters ist überhaupt sehr schwer. Oftmals wird die Grundfarbe überdeckt und verschleiert durch irisierende Töne, die sich wieder im auffallenden Licht anders ausnehmen als im durchscheinenden. Und doch ist gerade das Farbkleid derjenige Charakter, in dem die Spaltung der F_2 auch für den deutlich wird, der sonst die Eigenschaften der beiden Zahnkarpfen nicht kennt. Es treten Tiere auf mit ziegelrotem Kleid, wie es keinem der elterlichen Typen zukommt, so ein großes und ein mittelgroßes ♀. Der gesamte Körper zeigt gleichmäßig das Ziegelrot. Ein weiteres Tier besitzt die gleiche Farbe, aber in Flocken über den Körper verteilt, so daß in den Lücken die Grundfarbe durchbricht. Es ist in dieser Beziehung als typischer Mosaikbastard anzusprechen. Ein 4. und 5. Tier führen das gleiche Ziegelrot, besonders in der vorderen Körperpartie. Zweierlei ist auffällig. Einmal sind sämtliche abweichend gefärbten Exemplare Weibchen, sodann ist der rote Hauch des heterozygoten ♂ etwas ganz anders wie das Ziegelrot der F_2. Die heterogen gefärbten Tiere sind verhältnismäßig spärlich gefallen. Unter den 48 Tieren der ersten beiden Würfe finden sich nur 5.

In Analogie zu den überaus zahlreichen Erfahrungen, die gerade über das Farbkleid verschiedener Tiere gesammelt worden sind, liegt es nahe, auch in dem vorliegenden Fall das Prinzip der pleiotropen Faktoren zur Erklärung heranzuziehen. Die Färbung ist ein polygenes Merkmal, das durch das Zusammenwirken ungleichsinniger Faktoren zustande kommt. Mit Einführung von 3 Faktoren etwa und Annahme von Epistase wäre hier auszukommen. Bliebe noch eines besonders zu interpretieren: daß neben Mosaikbastarden solche Tiere auftreten, die mit demselben Ziegelrot über und über gefärbt sind, oder aber auch nur in der Kopfpartie.

Eine kurze Bemerkung zum Begriff des Mosaikbastardes! Von Mosaik kann immer nur die Rede sein inbezug auf die Anordnung eines Merkmalspaares. A und a sind so im Bastard vereint, daß A über a in flockiger Verteilung erscheint. Das klassische Beispiel dafür

sind noch immer DAVENPORTs Leghornhühner-Mosaikbastarde. Es ist sicher eine unerwünschte Erweiterung des Begriffes, wenn damit die Anordnung verschiedener Merkmale getroffen werden soll. So nennt LANG seine Helix-Kreuzungen Mosaikbastarde, weil sich darin väterliche und mütterliche Eigenschaften heterogenster Art vereinigen. Dann müßte die F_1-Generation der *Xiphophorus* × *Platypoecilius* ebenso benannt werden. Es ist das aber etwas so viel anderes, daß sich ein neuer Terminus empfiehlt. Die Rubrizierung als „biologische Konglomerate" sollte nur eine Andeutung sein. Im richtigen, d. h. ursprünglichen Sinne braucht LANG den Ausdruck in bezug auf den Liebespfeil, weil hier dieselben Allelomorphen infrage stehen.

XI. **Wichtige Ergebnisse.**

1. Die Gattungen *Xiphophorus* und *Platypoecilius* sind in vielen Merkmalen scharf unterschieden, die nicht transgressiv variabel sind.
2. Jede Gattung ist in ausgesprochener Weise in sich sexuell dimorph.
3. Die Resultate der Kreuzung sind nach der Richtung verschieden.
   a) *Xiphophorus* ♀ × *Platypoecilius* ♂ gibt wahrscheinlich uniforme Bastarde.
   b) *Xiphophorus* ♂ × „ ♀ gibt eine Spaltung.
4. Die Spaltung dieser Heterozygoten beruht wahrscheinlich auf einer Potentialdifferenz der Geschlechter.
5. In der vererbungstheoretischen Analyse des *Xiphophorus*-Schwertes ist ein Mittel gegeben zur exakten Messung der sexuellen Potentialdifferenz.
6. Die Heterozygoten stellen eine Mischung von *Pisum*- und *Zea*-Typus dar. Die dominanten Charaktere werden von beiden Eltern entlehnt.
7. Die Kreuzungsprodukte beider Richtungen erweisen sich in beiden Geschlechtern als fruchtbar. Auch die Rückkreuzung gelang und konnte davon auch F_3R gezogen werden.
8. Jedes Geschlecht vererbt auch die heterologen Charaktere, so daß nur eine Erbformel herbeigezogen werden kann, die in beiden Geschlechtern mit positiven Faktoren arbeitet.
9. Sowohl für F_2R als auch für F_2 beider Richtungen ergibt sich alternative Vererbung.
10. Körpergestalt und Schwert beruhen auf homologen,
11. die Färbung dagegen auf pleiotropen Faktoren.

12. Rückkreuzung verwischt die Homomerie nicht, wohl aber die Pleiotropie.
13. Die psychischen Eigenschaften „mendeln" wie irgend eine somatische Eigenschaft.
14. Die F_1 zeigen Riesenwuchs, auch in F_2R treten noch einzelne stattliche Tiere auf. In F_3R und in F_2 machen sich „Inzuchtwirkungen" geltend, d. h. es gibt inbezug auf das Wachstum und die Größe neben glücklichen auch unglückliche Gametenkombinationen.
15. In F_2R fällt eine merkwürdige Kombination auf: ein Tier, das in für die äußere Erscheinung wesentlichen Eigenschaften ganz nach *Platypoecilus* geschlagen ist, dazu aber einen sekundären Geschlechtscharakter der anderen Gattung besitzt, das Schwert.

Nachschrift. Ich möchte diese erste Gelegenheit wahrnehmen, um Herrn Geheimrat CHUN für das stete Interesse zu danken, das er diesen Untersuchungen entgegenbringt. Nur dadurch ist es möglich geworden, die Versuche in dem erforderlichen Umfang anzustellen. Die Beschaffung des Materials, namentlich reiner Importtiere, verursachte oft nicht geringe Ausgaben. Trotzdem werden die Versuche auf erweiterter Basis im Aquarium des Zool. Institutes fortgeführt werden. Inzwischen sind fünf weitere Experimente geglückt, so daß sich die besten Aussichten für die Zukunft eröffnen, wenn nicht eine erneute Pilzepidemie störend eingreift. Eine gewisse „Sprödigkeit des Materials" ist unverkennbar und erfordert mancherlei Vorkehrungen, vor allem aber unausgesetzte Aufmerksamkeit. Erfahrung und Übung überwinden auch hier alle Schwierigkeiten. Nur nach einem darf nicht gefragt werden: nach dem Quotienten von Effekt und Zeit.

Duplicate genes for capsule-form in *Bursa bursa-pastoris*[1].

By **George Harrison Shull,**
Station for Experimental Evolution, Cold Spring Harbor, Long Island, New York.

(Eingegangen am 16. Januar 1914.)

The important discovery of NILSSON-EHLE (1908, 1909) and EAST (1910) that the same apparent or "phenotypic" characteristic may be produced independently by any one of several Mendelian factors which are not allelomorphic to each other, causing the alternative characters (when dominance is complete) to segregate in the F_2 in the ratios 15 : 1, 63 : 1, 255 : 1, etc., has opened the way to a Mendelian interpretation of several classes of phenomena which have been rather generally regarded as non-Mendelian, including the inheritance of apparently continuous quantitative differences, the apparent modification of unit-characters by selection, the apparent failure to segregate in F_2, and the occasional appearance of atavistic or otherwise aberrant individuals which, because of their recessive character, breed true, and which in consequence have been generally considered mutants.

As these phenomena are in the aggregate of very frequent occurrence, the availability of this Mendelian interpretation for any considerable portion of them must depend upon the correctness of the assumption that such duplication of determiners is also frequent. While this may not seem inherently improbable, the number of fully demonstrated cases of this kind can still be counted on the fingers of one hand, and it becomes a matter of considerable importance to add to this list.

To account for certain ratios which have appeared in the hybrids between *Bursa bursa-pastoris* and *B. Heegeri* in respect to the form of

[1]) Read before the American Society of Naturalists in Cleveland, Ohio, January 2, 1913. Extended to include discussions of more recent literature.

the capsules, I assumed the existence of two independent factors, *C* and *D*, the presence of either resulting in the development of the triangular type of capsule characteristic of *B. bursa-pastoris* (SHULL 1911). Owing to a rather large fluctuation in the ratios, the truth of my assumption lacked adequate proof, and it remained at the close of the F_3 merely an interpretation having a certain degree of probability, like a number of similar assumptions made by other investigators. Complete demon-

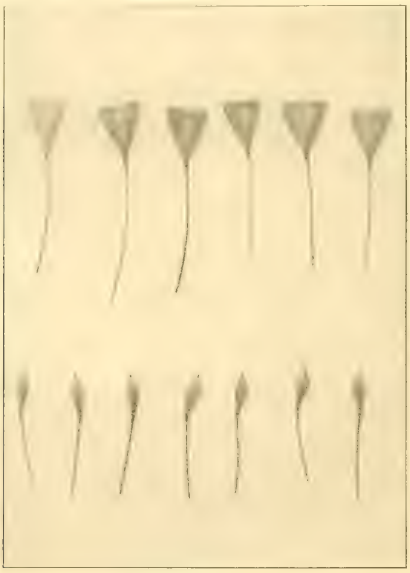


Fig. 1. Capsules of *Bursa bursa-pastoris* (above) and of *B. Heegeri*.

stration of the duplicate genes, *C* and *D*, has now been supplied by the results of an ample F_4, as will be seen in the tables given below and in the graphic summary presented in Fig. 5.

The superficial differences between the capsules of *B. bursa-pastoris* and of *B. Heegeri* are now familiar to most students, but may be recalled more easily by a reference to Fig. 1. The former have a strongly flattened, triangular or obcordate form due to a spur-like inflation

of the valves, while the capsules of *B. Heegeri* are not at all inflated, and are in consequence slender top-shaped, being circular in cross-section. The valves of the *B. Bursa-pastoris* capsule drop off at maturity, while those of *B. Heegeri* remain attached, the seeds of the latter being set free by the rupture of the mid-region of the valves. Associated with these externally obvious differences there are also striking internal differences. The inflation of the valves in *B. bursa-pastoris* permits the seeds to assume a form determined alone by internal forces, the result being that each seed is a nearly perfect spheroid. In *B. Heegeri* the seeds are so crowded together that they are forced to assume various angular forms (see fig. 2). There are also important histological differences in the walls of the capsules, as might be inferred from the different behavior of the valves at maturity. In *B. Heegeri*

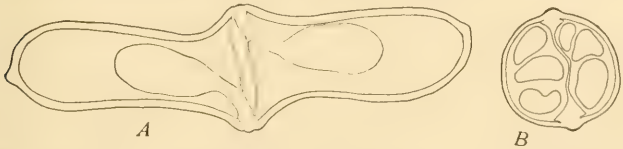


Fig. 2. Transverse section of the capsule of *Bursa bursa-pastoris* (*A*) and of *B. Heegeri* (*B*). × 18. Drawn by J. Marion Shull from microtome sections.

the walls of the capsules consist of 6—8 layers of relatively small, thin-walled cells, while in *B. bursa-pastoris* the number of cell-layers is about the same, or perhaps on the average about one less, but the cells in the latter are noticeably larger, and the internal epidermis is modified by a thickening of the cell-walls, so that it forms a single layer of stereome covering the entire interior surface of the valve. It is to this layer of mechanical tissue that the resiliency of the valve is due. There is a definite articulation of the valves to the margin of the dissepiment in *B. bursa-pastoris*, which is wholly wanting in *B. Heegeri* (Fig. 3).

All of these differences, both external and internal, go together and appear to be the product of a single gene acting in conjunction with the genotypic nucleus (*XX*)[1]) which is common to both *B. bursa-pastoris* and *B. Heegeri*. It is conceivable that this series of associated characters may be due to a system of coupled genes, but this can be demonstrated only by the discovery of individuals in which one or more elements of the complex have become detached from the rest.

[1]) Johannsen, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 1st ed., 1909, p. 304; 2nd ed., 1913, p. 387.

The reappearance of the *Heegeri*-type of capsule in only 111 individuals out of a total of 2540 plants in the F_2 of crosses between *B. Heegeri* and an American biotype of *B. bursa-pastoris* was at first accepted as evidence of a non-Mendelian behavior (Shull 1907, 1909 b). This ratio, 21·9 : 1, did not approximate so closely the ratio 15 : 1 as to suggest clearly by itself the existence of two determiners for the triangular capsule, and it was not until the appearance of Nilsson-

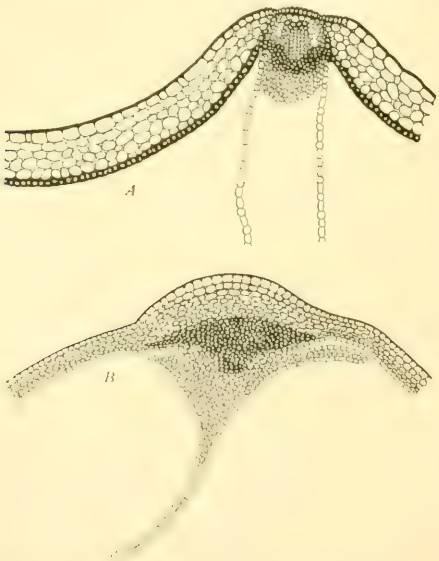


Fig. 3. Anatomical details of the capsule-wall of *Bursa bursa-pastoris* (*A*) and of *B. Heegeri* (*B*). × 100. Drawn by J. Marion Shull from microtome sections.

Elhe's papers in which duplicate determiners were demonstrated for the presence of a ligula in Avena and for red pericarp-color in Triticum that a similar explanation was recognized as possibly available for the unexpected ratio for capsule-form in Bursa.

The phenomena expected in the first four generations following any cross in which duplicate determiners are involved and in which dominance is complete, may be considered with advantage before proceeding to the

actual results of the experiments. The premise that dominance is complete fixes the character of the F_1 which will be uniform and indistinguishable from the dominant parent. The expectation in F_2 and F_3 in the case of a dihybrid will be rendered clear by a careful study of the checker-board shown in Figure 4. Since the recessive character can appear only when all the duplicate genes are absent, the number of such genes involved in the given cross determines the ratio of dominant

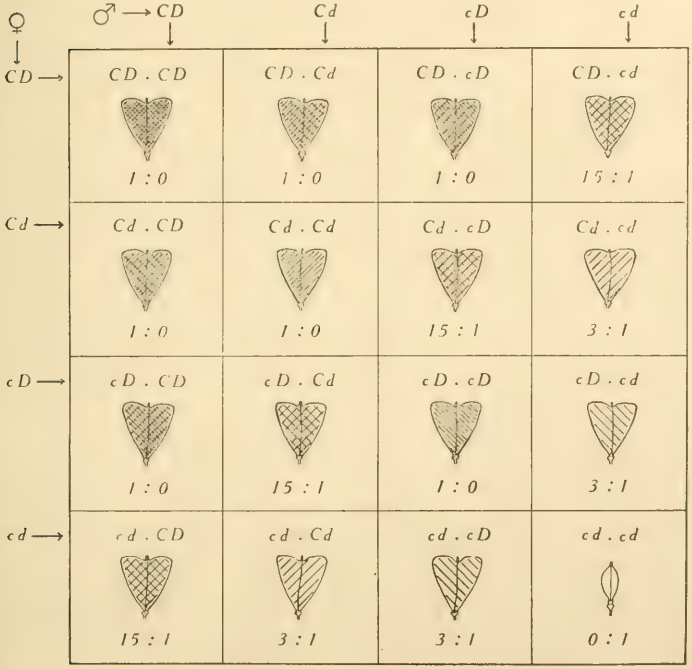


Fig. 4. Checker-board diagram to visualize the genetic relations in a dihybrid F_2 family of *Bursa bursa-pastoris* × *Hecgeri*, in respect to the capsule-characters. The capsules figured in each square indicate by their outline their phenotype, and by their oblique ruling their genotype, the gene *C* being represented by lines from upper right to lower left, and *D* from upper left to lower right. Homozygotes are densely lined, heterozygotes more sparsely. The ratios indicate the expectation in F_3 when a plant having the genotypic constitution indicated in the same square, is self-fertilized.

and recessive individuals in the F_2. In the dihybrid this ratio is 15 : 1, in the trihybrid, 63 : 1, in the tetrahybrid, 255 : 1, &c., or generally, $4^n - 1 : 1$, in which n is the number of the duplicate determiners which were present in the germ-cells entering into the cross. The occurrence of one of these ratios in the F_2 is the first evidence for the existence of duplicate determiners, and is the only evidence yet available in some of the crosses for which the duplication of identical genes has been adopted as an explanation. As the same ratios may be produced by means other than the repetition of Mendelian determiners, the evidence supplied by the F_2 ratio is never conclusive. This fact has been strikingly illustrated by the studies of KAJANUS (1912, 1913) with beets and turnips.

The F_3 gives a much better criterion and if an adequate number of sufficiently large F_3 families is grown, the results will be fairly decisive. This is due to the fact that, while all F_2 families from a given cross are the same, F_3 families produced by selfing the dominant individuals of the F_2 are of $n + 1$ different kinds, i.e., there will be, besides a group of families which contain only the dominant type, as many different ratios in the different F_3 families as there were duplicate determiners involved in the original cross. The ratios placed in the several squares of Fig. 4 represent the ratios expected in the F_3 of a dihybrid, and the reason for the expectation in each case will become clear on consideration of the genotypic formula included in the same square. The ratio 1 : 0, — the pure breeding of the dominant type, — occurs when any one or more of the repeated determiners are homozygous. When all of the independent genes for the given character are present, but heterozygous, the F_3 ratio will be the same as the F_2. When one or more of these genes are absent and the remainder heterozygous, one of the Mendelian ratios lower than that of the F_2 will be produced. Thus, in a tetrahybrid which produces in the F_2 only families presenting a ratio of 255 : 1, there will be some families in the F_3 which will breed true, others which will repeat the 255 : 1 of the F_2, and still other families which will consist of the dominant and recessive types in the ratios 63 : 1, 15 : 1, and 3 : 1. Not only are all of these five kinds of families due to appear in the F_3 of a tetrahybrid, but if the number of F_3 families is large enough, the relative number of each of these ratios is definitely fixt in the proportion 175 : 16 : 32 : 24 : 8. In the F_3 of a trihybrid some families will breed true, and others will give ratios 63 : 1, 15 : 1 and 3 : 1, in the proportion 37 : 8 : 12 : 6. In the dihybrid the F_3 families formed by selfing the dominant individuals

of the F_2 will be distributed as follows: Seven-fifteenths or 46·7 per cent will contain only the dominant type; the remaining 53·3 per cent will split into dominants and recessives, half of the families presenting a ratio 15 : 1 and half having the ratio 3 : 1; in other words, the three kinds of families will appear in the proportion 7 : 4 : 4.

It is obvious that, as the number of the repeated determiners increases, both the number and size of the families which will be required to adequately test the inheritance-ratios, will be rapidly increased beyond the numbers practicable to the experimental breeder. Thus, with no more than four independent genes for the same character, only one individual of the recessive type can be expected in 256 F_2 offspring, and by chance a much larger number might readily fail to include a recessive individual, in which case the recessive type would appear to have been completely lost or "swamped". If F_3 families were grown from such an F_2, 68·7 per cent of those families, or more than two-thirds, would continue to breed true, and only one-fourth would give ratios sufficiently low that families of no more than a hundred or two would be adequate for their discovery. For this reason conclusive results may not be secured in certain cases, without the aid of the F_4 or even later generations.

The F_4 gives an additional criterion of the duplication of determiners, for while every sufficiently large series of F_3 families must be distributed among $n + 1$ types with respect to the ratios of dominants and recessives (n being as before the number of repeated genes involved in the original cross), the F_4 families will exhibit *all* of these ratios *only when they are derived by selfing dominant individuals in an F_3 family which repeated the F_2 ratio $4^n - 1 : 1$.* F_4 families which are formed by selfing dominant individuals in those F_3 families which exhibited the lower inheritance-ratios, can present no instance of the high ratio which characterized all the F_2 families and some of the F_3 families: and, in general, *no hybrid family produced by self-fertilization can contain both dominants and recessives in a ratio higher than that which existed among the sibs of its parent*, because the ratio is dependent upon the number of heterozygous genes present, and this number can be *decreased* but not *increased* by segregation. The formation of negative homozygotes with respect to one after another of the duplicate determiners reduces the tetrahybrid to the trihybrid, the dihybrid, the monohybrid, and finally, to the recessive, and the units thus omitted could be regained only by a process of positive mutation, or by some sort of rearrangement of determiners such as is discussed later in this paper.

The distribution of the two types of capsule in the several generations of hybrids between *Bursa bursa-pastoris* and *B. Heegeri* may be considered now in relation to the foregoing theoretical expectations.

The original crosses were made reciprocally in March, 1906, and the hybridized seeds were sown as soon as mature, on April 25, 1906. In the F_1 *B. bursa-pastoris* × *Heegeri* (ped. No. 0688) produced about 100 offspring, and *B. Heegeri* × *bursa-pastoris* (0689) yielded 23 offspring, all of both families having triangular capsules indistinguishable from those of pure *B. bursa-pastoris*; that is, dominance is complete, and there is no perceptible cumulative effect of the presence of several determiners as compared with but one.

Six F_2 families have been grown, three of which have been reported in earlier papers. On the assumption that the duplicate determiners, *C* and *D*, were involved in these crosses, all of these F_2 families should have given the ratio 15 : 1. The actual ratios ranged from 16 : 1 to 36·5 : 1, thus in every instance exceeding the expected ratio to a greater or less extent. The detailed results in the several families are presented in the following table:

Table I.

Ped. No. of P_2	Ped. No. of P_1	Number of *bursa-pastoris*	Number of *Heegeri*	Ratio	Percentage dominants
0688	06212	507	30	16·9 : 1	94·4
	10446	146	4	36·5 : 1	97·3
	10447	48	3	16·0 : 1	94·1
0689	06196	179	9	19·9 : 1	95·2
	06197	1743	72	24·2 : 1	96·0
	10448	159	7	22·7 : 1	95·8
	Total	2782	125	22·3 : 1	95·70
	Expected	2725	182	15·0 : 1	93·75

Eighteen families have now been grown from self-fertilized *bursa-pastoris* individuals in the F_2, and eleven of these families have been published elsewhere (SHULL 1911). For the sake of completeness the latter are included here with the families more recently grown, in Table II. Owing to the wide range of the ratios and the small number of the families which included both types of capsule, those first eleven families left the question of duplicate genes in doubt, though I believed that the three kinds of families which are expected in the F_3 were actually present, their character being obscured by unknown modifying causes, — possibly selective elimination or selective fertilization. The

additional F_3 families which have been grown since, make the case for duplicate determiners much stronger, as will be readily noted in the following table.

Table II.

Ped. No. of P_2	Ped. No. of P_1	Number of *bursa-pastoris*	Number of *Heegeri*	Ratio	Percentage dominants
06197	09271	245	—	1 : 0	100·00
	09273	375	—	1 : 0	100·00
	09275	776	—	1 : 0	100·00
	09276	474	—	1 : 0	100·00
	09281	307	—	1 : 0	100·00
	09282	156	—	1 : 0	100·00
10448	11428	311	—	1 : 0	100·00
	Total	2644	—	1 : 0	100·00
	Expected	**2644**	—	**1 : 0**	**100·00**
06197	09272	127	2	63·5 : 1	99·22
	09274	288	12	24·0 : 1	96·00
06212	09283	250	16	15·6 : 1	93·98
10448	11426	291	22	13·2 : 1	92·97
	11430	277	11	25·2 : 1	96·18
	11431	293	15	19·5 : 1	95·13
	Total	1526	78	19·6 : 1	95·14
	Expected	**1504**	**100**	**15·0 : 1**	**93·75**
06197	09258	—	1	0·00 : 1	00·00
06212	09284	42	9	4·67 : 1	82·35
10448	11425	151	40	3·77 : 1	79·06
	11427	244	70	3·49 : 1	77·71
	11429	138	57	2·42 : 1	70·77
	Total	575	177	3·25 : 1	76·46
	Expected	**564**	**188**	**3·00 : 1**	**75·00**

The three kinds of families expected in the F_3 are arranged into corresponding groups in this table, and if family 09258 is correctly placed in the third group, as is here done, the numbers of the families in the several groups present the series 7 : 6 : 5, the most probable series for eighteen families being 8 : 5 : 5.

The families in the first group are expected to breed true in subsequent generations, and it was not deemed necessary to test this expectation on an extensive scale, but six F_4 families derived from this group were grown incidentally in relation to other problems, and these included in the aggregate 663 *B. bursa-pastoris* and no *B. Heegeri*.

The F_3 families of the second group, as arranged in Table II, include those which are referable to the expected ratio 15 : 1, the parents of these families having had both the duplicate genes, *C* and *D*, heterozygous. As this was the condition of all the F_2 families from which the F_3 was derived, the F_4 families produced by *bursa-pastoris* individuals in this group should repeat the conditions found in the F_3, being again distributed among the same three types. Table III includes 27 F_4 families derived from this 15 : 1 group of the F_3, and 50 F_5 families produced from the corresponding group in F_4. No confusion results from tabulating the two generations together in this way, as the expectation is the same in both. If for any reason it should be desired to distinguish between the F_4 and F_5 families, this may be easily accomplished by reference to the pedigree-numbers.

Table III.

Ped. No. of P_2	Ped. No. of P_1	Number of *bursa-pastoris*	Number of *Heegeri*	Ratio	Percentage dominants
	10380	325	—	1 : 0	100·00
	10382	322	—	1 : 0	100·00
09274	10387	312	—	1 : 0	100·00
	10388	306	—	1 : 0	100·00
	10389	278	—	1 : 0	100·00
	10399	293	—	1 : 0	100·00
	10402	320	—	1 : 0	100·00
	10403	325	—	1 : 0	100·00
	10404	277	—	1 : 0	100·00
	10407	307	—	1 : 0	100·00
	10408	266	—	1 : 0	100·00
09283	10409	325	—	1 : 0	100·00
	10410	264	—	1 : 0	100·00
	10411	311	—	1 : 0	100·00
	10412	205	—	1 : 0	100·00
	10413	117	—	1 : 0	100·00
	10414	321	—	1 : 0	100·00
	11448	290	—	1 : 0	100·00
	11450	313	—	1 : 0	100·00
	11451	314	—	1 : 0	100·00
	11453	312	—	1 : 0	100·00
10398	11456	313	—	1 : 0	100·00
	11457	311	—	1 : 0	100·00
	11458	313	—	1 : 0	100·00
	11462	229	—	1 : 0	100·00
	11463	311	—	1 : 0	100·00

Table III (continued).

Ped. No. of P_2	Ped. No. of P_1	Number of *bursa-pastoris*	Number of *Heegeri*	Ratio	Percentage dominants
	11465	104	—	1 : 0	100·00
	11466	307	—	1 : 0	100·00
	11468	310	—	1 : 0	100·00
	11470	315	—	1 : 0	100·00
	11472	291	—	1 : 0	100·00
	11477	313	—	1 : 0	100·00
10398	11478	312	—	1 : 0	100·00
	11479	310	—	1 : 0	100·00
	11481	305	—	1 : 0	100·00
	11482	309	—	1 : 0	100·00
	11488	126	—	1 : 0	100·00
	11490	216	—	1 : 0	100·00
	11495	282	—	1 : 0	100·00
	Total	11080	—	1 : 0	100·00
	Expected	**11080**	—	**1 : 0**	**100·00**
	10381	287	15	19·1 : 1	95·03
09274	10385	305	16	19·1 : 1	95·01
	10386	278	24	12·4 : 1	92·53
	11446[1])	292	22		
	10398	216	21	10·3 : 1	91·14
	10400	290	22	13·2 : 1	92·95
09283	10401	310	15	16·6 : 1	94·33
	11445[1])	289	21		
	10405	268	15	17·9 : 1	94·70
	10406	300	22	13·6 : 1	93·17
	11447	268	20	13·4 : 1	93·06
	11449	288	27	10·7 : 1	91·43
	11452	304	11	27·6 : 1	96·51
	11455	290	24	12·1 : 1	92·36
	11459	257	16	16·1 : 1	94·14
	11461	217	10	21·7 : 1	95·59
10398	11464	289	17	17·0 : 1	94·44
	11467	291	21	13·9 : 1	93·27
	11469	289	24	12·0 : 1	92·33
	11480	284	21	13·5 : 1	93·11
	11484	299	15	19·9 : 1	95·22
	11485	298	16	18·6 : 1	94·90
	11486	294	18	16·3 : 1	94·23
	11487	293	12	24·4 : 1	96·07

[1]) A second sowing from the same lot of seeds used for the preceding pedigree.

Table III (continued).

Ped. No. of P_2	Ped. No. of P_1	Number of *bursa-pastoris*	Number of *Heegeri*	Ratio	Percentage dominants
10398	11489	253	11	23·0 : 1	95·83
	11492	301	14	21·5 : 1	95·56
	11494	288	25	11·5 : 1	92·01
	11496	305	11	27·7 : 1	96·52
	Total	7943	506	15·7 : 1	94·01
	Expected	**7921**	**528**	**15·0 : 1**	**93·75**
09274	10383	229	75	3·05 : 1	75·33
	10384	221	92	2·40 : 1	70·61
10398	11454	210	72	2·92 : 1	74·47
	11460	239	72	3·32 : 1	76·85
	11471	235	79	2·97 : 1	74·84
	11473	208	63	3·30 : 1	76·75
	11474	238	77	3·09 : 1	75·56
	11475	235	80	2·94 : 1	74·60
	11476	240	71	3·38 : 1	77·17
	11483	218	59	3·69 : 1	78·70
	11491	229	51	4·49 : 1	81·79
	11493	231	65	3·55 : 1	78·40
	Total	2733	856	3·19 : 1	76·15
	Expected	**2692**	**897**	**3·00 : 1**	**75·00**

The three expected groups appear among the 77 families in this table with great clearness, there being 39 families in the first or homozygous group, 26 in the 15 : 1 group, and 12 in the 3 : 1 group. The expected grouping for 75 families (the nearest multiple of 15) forms the series, 35 : 20 : 20. The deficiency in the third group and the corresponding excess in the other two groups may be significant of nothing but the chance variation usually found when we deal with relatively small numbers, though it will be noticed that the third or 3 : 1 group is numerically smaller than the second or 15 : 1 group in all of the three generations, F_3, F_4 and F_5, included in Tables II and III. If these generations are thrown together to make a grand total, the series is 46 : 32 : 17, as compared with the nearest expected series 44 : 25 : 25.

It is seen therefore that the F_4 and F_5 families derived from the 15 : 1 group of the preceding generation, present a complete repetition of the conditions in the F_3, adding to the evidence for duplicate determiners nothing new in kind but only in quantity. A new *kind* of

evidence is made available, however, when we breed from the dominant individuals of the third group of F_3 families, namely, from those which are referable to the expected ratio 3 : 1. This monohybrid ratio indicates that one of the duplicate determiners, either *C* or *D*, has been omitted, and that the other was heterozygous in the parents of these families. As the omitted gene cannot be reinstated when the dominant members of these families are self-fertilized, there can be no repetition of the 15 : 1 ratio in the F_4 or any later generation derived from the 3 : 1 group of families of the preceding generation. Only two kinds of dominant individuals may be supposed to occur in any one of these families, those which are homozygous and those which are heterozygous for the single remaining gene, and the F_4 families derived by selfing these individuals should likewise be of but two kinds, containing either nothing but *bursa-pastoris*, or *bursa-pastoris* and *Heegeri* in the ratio 3 : 1. The 39 families included in the following table were all produced by selfing a like number of *bursa-pastoris* plants in family No. 09284 recorded in the third section of Table II.

Table IV.

Ped. No. of P_1	Number of *bursa-pastoris*	Number of *Heegeri*	Ratio	Percentage dominants
10420	113	—	1 : 0	100·00
10424	112	—	1 : 0	100·00
10435	108	—	1 : 0	100·00
10438	110	—	1 : 0	100·00
10441	110	—	1 : 0	100·00
11432	149	—	1 : 0	100·00
11433	261	—	1 : 0	100·00
11435	315	—	1 : 0	100·00
Total	1278	—	1 : 0	100·00
Expected	**1278**	—	**1 : 0**	**100·00**
10415	79	28	2·82 : 1	73·83
10416	82	23	3·57 : 1	78·10
10417	85	25	3·40 : 1	77·27
10418	80	26	3·08 : 1	75·47
10419	74	38	2·40 : 1	70·62
11443[1])	224	86		
10421	88	26	3·38 : 1	77·19
10422	75	38	1·97 : 1	66·37

[1]) A second sowing from same lot of seeds that produced the preceding family.

Table IV (continued).

Ped. No. of P_1	Number of *bursa-pastoris*	Number of *Heegeri*	Ratio	Percentage dominants
10423	81	28	2·89 : 1	74·31
10425	82	31	2·65 : 1	72·57
10426	76	30	2·53 : 1	71·70
10427	82	28	2·93 : 1	74·55
10428	85	25	3·40 : 1	77·27
10429	78	31	2·52 : 1	71·56
10430	76	33	2·30 : 1	69·72
10431	80	30	2·67 : 1	72·73
10432	87	23	3·22 : 1	76·33
11442 [1])	229	75		
10433	91	19	4·79 : 1	82·73
10434	73	33	2·21 : 1	68·87
10436	76	30	2·53 : 1	71·70
10437	80	28	2·86 : 1	74·07
10439	83	26	3·19 : 1	76·15
10440	81	29	2·79 : 1	73·64
10442	81	28	2·89 : 1	74·31
10443	65	28	2·32 : 1	69·89
11434	134	59	2·27 : 1	69·43
11436	111	43	2·58 : 1	72·08
11437	196	74	2·65 : 1	72·59
11438	218	92	2·37 : 1	70·32
11439	220	93	2·37 : 1	70·29
11440	81	25	3·24 : 1	76·42
11441	233	75	3·11 : 1	75·65
Total	3566	1306	2·74 : 1	73·19
Expected	**3654**	**1218**	**3·00 : 1**	**75·00**

Again expectation has been fully realized in that the families in this table fall clearly into the two anticipated groups. The highest ratio in the second or heterozygous group is 4·79 : 1 and the lowest 1·97 : 1, and both these ratios are within the theoretical range of families of the size dealt with in these studies and having a chance distribution about the expected ratio 3 : 1. If the number of families tested were large enough, there should be in the second group twice as may families as in the first group. Of the 39 families here included the expected numbers in the two classes are 13 and 26 respectively instead of 8 and 31 as actually found. In numbers so small as these,

[1]) A second sowing from same lot of seeds that produced the preceding family.

such a deviation would scarcely call for comment were it not for the rather remarkable circumstance that this deficiency in the number of homozygous dominants almost exactly balances a similar deficiency already reported (SHULL 1911) in the recessives in the same family, a fact which will be considered more at length below.

The families recorded in the foregoing tables present a considerable range of variation in the percentages of dominants, and the question may arise whether the discontinuity is *real*, which is implied by their grouping into different sections of the tables accordingly as they are assumed to be theoretically referable to the ratio 3 : 1 on the one hand, or to 15 : 1 on the other; or whether the close agreement of each group, taken as a whole, with the theoretical ratio to which such group is referred, is simply an artefact produced by the association of families so balanced on either side of the expected ratio that their average must closely approximate that ratio. The perfectly continuous series of ratios, 1 : 1, 2 : 1, 3 : 1, 4 : 1, 5 : 1, 6 : 1, &c., may be divided into groups which will average very near to the Mendelian ratios, the first five members of the series having an average of 3 : 1, the next 20 terms, (from 6 : 1 to 25 : 1 inclusive) averaging 15·5 : 1, and so on. The discontinuity in the ratios in my tables is perhaps sufficiently obvious on simple inspection, as there is no ratio between 4·79 : 1 and 10·3 : 1, that is, between 82·83 per cent dominants and 91·14 per cent dominants, but the exact significance of the interval can be easily grasped only when the data for the several families are re-tabulated in the form of variation-curves, as is done in fig. 5. Each little square in this figure represents a possible family of Bursa, the position being determined by the percentage of individuals having the triangular type of capsule, as indicated by the schedule of percentages at the base of the figure. The two dotted lines running vertically through the figure represent the position of the two expected percentages, 75 and 93·75. The dark squares are the actual families produced and the radiating arrows represent the lines of descent. In order to separate the groups belonging to the higher ratios the expedient is adopted of decreasing the class-ranges regularly from left to right, each class having a range 0·124 less than the adjacent class to the left. The consequences of this changing class-range will be easily seen in the fact, for instance, that the class in which 75 per cent occurs, extends from 73·86 per cent to 76·34 per cent, a class-range of 2·48 per cent, while the class which contains 93·75 per cent is limited by 93·08 per cent and 94·32 per cent, thus having a range of only 1·24 per cent, — exactly half as

great. That this purely arbitrary method of compensating for the changing basis of comparison in the different ratios, results in no serious amount of distortion and that it is effective and therefore highly satisfactory, may be judged by the fact that all the curves show a fairly normal distribution of the variates, and that the large groups, distributed about 75 per cent and 93·75 per cent respectively, in each case cover a range of six classes.

It should now be easy to interpret figure 5. On the base line the three F_1 families are seen in the 100 per cent class indicating the dominance of the triangular type. From this group a single arrow rises to the F_2 group of families, all of which approach the dotted line which marks the position of the 15 : 1 ratio. From this group of F_2 families three arrows radiate to the three kinds of families which appear in the F_3, the one on the left approximating the line for the 3 : 1 ratio, the one on the right having only individuals with triangular capsules, and the middle group repeating essentially the ratios of the F_2. Each of these three groups of F_3 families bears a different relation to the F_4, as seen from the arrows ascending from them to the group of families produced by selfing the dominant individuals in the F_3. The 3 : 1 group at the left has but two arrows, as only two kinds of F_4 families were derived from this group, while the middle group of the F_3, — the 15 : 1 group, — produced three groups of F_4 families (shown in the upper series), which are seen to be located directly over the corresponding groups of F_3. Above these F_4 groups are still other arrows indicating the relations each group bears to the F_5, this being an exact repetition of the relation between F_3 and F_4. The discontinuity of the several groups is most strikingly manifest, and can leave no possible doubt as to the fundamental correctness of the method of explanation here adopted.

This does not, however, exhaust the available tests of the hypothesis that there are two independent determiners for the triangular capsule. There still remains the possibility of showing that the extracted homozygotes are not all of the same genotypic constitution as the homozygotes used in the original crosses, though indistinguishable from them in external appearance. A reference to figure 4 will make the expected differences clear. Although the triangular capsules are all of the same phenotype, they represent five different genotypes which are symbolized in fig. 4 by the formulae *CCDD*, *CCDd*, *CcDD*, *CCdd* and *ccDD* and these five types may be expected to occur in the ratios 1 : 2 : 2 : 1 : 1. Only the first of them, *CCDD*, is genotypically identical with the original American biotype used in the crosses. In other words, only one in fifteen

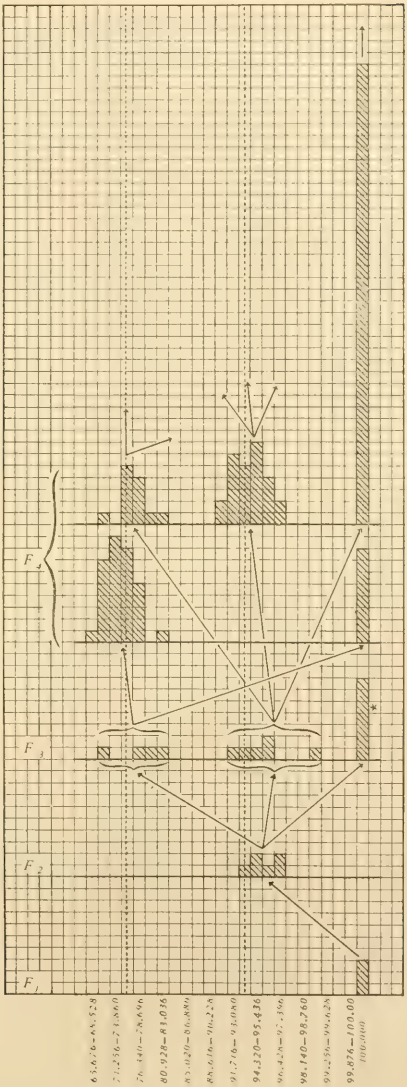


Fig. 5.

Resumé of ratios found in 142 families in the first five generations following the cross between *Bursa bursa-pastoris* and *B. Heegeri*. For details see text.

of the *bursa-pastoris* plants of the F_2 will give again the 15 : 1 ratio in the F_3 from a new cross with *Heegeri*, though seven of them will continue to breed true, indefinitely, as long as they are selfed. Only by crossing can the differences among these seven be discovered.

As crossing the Bursas is a rather tedious process, and the results from selfing the hybrids during these five generations have so abundantly demonstrated the method of inheritance of the triangular capsule, I have made no attempt to analyze the extracted dominants, but a new cross made for another purpose has incidentally given proof of the central fact to be expected from such an analysis, namely, that the extracted dominants are not all identical with the original dominant parent in their hereditary behavior. As already indicated, the most satisfactory method of testing these various extracted dominants is to make new crosses between them and the recessive *Heegeri*. Certain crosses among the extracted dominants themselves would also yield very characteristic results, as, for instance, a cross between *CCdd* and *ccDD*, which would produce the original F_1 genotype and yield 15 : 1 in the F_2. When crossed with *Heegeri* the extracted dominants from the original F_2 should all yield uniform F_1 progenies of *B. bursa-pastoris*, of course, but among every seven extracted dominant plants from the F_2 of the original cross,

1 (*CCDD*) should yield only 15 : 1 ratios in the new F_3 families;

4 (2 *CcDD* and 2 *CCDd*) should yield 15 : 1 in half of the new F_3 families and 3 : 1 ratios in the other half; and

2 (*CCdd* and *ccDD*) should yield only 3 : 1 ratios in the F_3 of the new cross.

In crosses between *B. Heegeri* and extracted *B. bursa-pastoris* plants from the F_3 and later generations of the original cross, the same distribution of dominant and recessive types as represented in the tabulation just given, would appear only when the extracted dominants used in the new crosses were themselves included in a family having a 15 : 1 ratio. In families of whatever generation, showing the 3 : 1 ratio, the extracted dominants could be of but one type in any given family; they must be either *CCdd* or *ccDD* and these in new crosses with *Heegeri* would yield only the monohybrid ratio 3 : 1.

In 1911 a cross was made between an extracted *Bursa Heegeri simplex* and an extracted *B. bursa-pastoris heteris*, the latter being

a member of family No. 09281, which is included above in Table II, and is indicated in figure 5 with a star. With reference to the rosette-characters this cross was the reciprocal of the original cross, which had had the form *B. bursa-pastoris simplex* × *Heegeri heteris*, and the new cross was made for the purpose of clearing up some of the questions raised by the original cross with reference to the rosette-characters and not with the intention of further testing the inheritance of the capsule-determiners. As it turned out, this extracted dominant had but a single determiner for the triangular capsule. The first generation (No. 10394) was of the expected type, being entirely *B. bursa-pastoris heteris*. Four self-fertilizations were made among these F_1 plants and yielded F_2 families having the characteristics shown in the following table.

Table V.

Bursa Heegeri simplex (abc) × *B. bursa-pastoris heteris* (ABC)

Ped. No. 09284 | Ped. No. 09281

Bursa bursa-pastoris heteris (AaBbCc)

Ped. No. 10394

	Bursa-pastoris Series (C)				*Heegeri* Series (c)					
Ped. No.	*heteris*	*rhomboidea*	*tenuis*	*simplex*	*heteris*	*rhomboidea*	*tenuis*	*simplex*	C : c	Percentage dominants
11421	135	48	41	13	50	11	10	6	3·08 : 1	75·48
11422	131	31	46	17	48	16	20	4	2·56 : 1	71·88
11423	88	26	27	6	33	9	11	4	2·58 : 1	72·06
11424	109	42	35	14	34	14	12	3	3·17 : 1	76·05
Total	463	147	149	50	165	50	53	17	2·84 : 1	73·95
Expected	**461**	**154**	**154**	**51**	**154**	**51**	**51**	**17**	**3·00 : 1**	**75·00**
Results from original cross:										
Total	624	173	202	48	30	8	9	1	21·89 : 1	95·63
Expected	**577**	**192**	**192**	**64**	**39**	**13**	**13**	**4**	**15·00 : 1**	**93·75**

In the last line of this table is inserted for comparison the summary of the results in the second generation from the original cross, reduced to the same number of individuals. The agreement between the ex-

pected and the actual numbers in the F_2 from the new crosses is much closer than in the original F_2, largely due, I believe, to the fact that we have continued to learn how best to meet the cultural requirements of the plant. In the recent cultures nearly every individual could be classified, while in the earlier cultures the plants became diseased after growing long under unnatural conditions, and many died unclassified. Our present interest lies in the frequency of occurrence of the two kinds of capsules; the rosette-characters are given in the table only for the purpose of completing the parallel with the previously published results of the original F_2. They serve, however, to demonstrate again the complete independence of the capsule-characters from the leaf-characters. It is seen that, with respect to the capsules in all four families of the new F_2, the agreement with the monohybrid ratio is striking, whereas the original F_2 showed in each family an approximation to the ratio 15 : 1.

Discussion.

We have seen that considerable departures from the expected ratios have appeared in many of the families, and yet, that in every test the essential features required by the assumption that there are two independent determiners for the triangular capsule have been strikingly manifest. I take it, therefore, that this hypothesis must be in a general way correct, although the deviations in the ratios have raised other questions which will need still further investigation for their definite solution.

The deviations from the expected ratios chanced in F_2 and F_3 to be all in the same direction, indicating in every family a deficiency in the number of individuals of the *Heegeri* type, and two hypotheses were suggested (Shull 1911) as possibly accounting for this condition, namely, (a) that *B. Heegeri* is a constitutionally weaker type and that in consequence there is a differential elimination of plants of this type; or (b) that there is a selective mating in which the union of unlike gametes is favored.

In the F_4 and F_5, however, the *Heegeri* plants have been in excess of expectation about as frequently as they have been deficient. This result might seem to dispose of the first of the two hypotheses, — the one which I thought the more probable, — for if the *Heegeri* type were much weaker at an early stage of its development, than the *bursa-pastoris* type, we might expect that there would always be a deficiency in the number of *Heegeri* plants reaching maturity. This would be an

obviously correct inference were it not for the fact, already mentioned, that our cultural treatment of Bursa has become much more successful. Elimination after germination has been almost completely conquered; at any rate it has been reduced until it has become a nearly negligible factor. The fact that these later generations have given a nearly normal distribution of the ratios may consequently be taken as strongly supporting the hypothesis that the deficiency of *Heegeri* plants in the earlier cultures was due to selective elimination. The cause for the elimination was probably not, however, as was assumed, the constitutional weakness of the *Heegeri* type, but only its longer period of vegetative development. There has been in general an excess of the *bursa-pastoris* type among the plants first coming to bloom and a corresponding excess of *Heegeri* among the plants last to bloom. This relation will be considered more in detail on another occasion. It need only be pointed out here that if cultures which have stood for a long time in the greenhouse become unhealthy from the attacks of insects or fungous pests, or from the cumulative effects of any unfavorable conditions of the environment, the more slowly developing plants will suffer most; and if many die from such causes without having fruited, there would result just the differential elimination necessary to explain the deficiency of *Heegeri* plants in the injured families.

While at first sight this seems to be an adequate explanation of the deficient ratios, there are indications that this may not be the whole story. The elimination of a disproportionate number of *Heegeri* plants should have no influence on the composition of the *bursa-pastoris* portion of the same family. In the case of a monohybrid family this would mean that one-third of the *bursa-pastoris* plants would be homozygous and two-thirds heterozygous, regardless of the deficiency in the number of recessives present. The only monohybrid family (No. 09284) in the F_3 from the original cross, consisted of 42 *bursa-pastoris* and 9 *Heegeri* or 4·67 : 1. An attempt to test the constitution of all the *bursa-pastoris* individuals in this family by selfing them, was successful in the case of 39 of them, and these 39 were shown by their progenies (Table IV) to have consisted of 8 homozygotes and 31 heterozygotes, instead of the 13 homozygotes and 26 heterozygotes that were to be expected. It is thus seen that this F_3 family (No. 09284) really presented a ratio approximately 1 : 4 : 1 instead of 1 : 2 : 1.

The fact that the deficiency in the recessive class is balanced by a similar deficiency in the number of homozygous dominants may be merely a coincidence, of course, this possibility being rendered

the more probable owing to the small size of the family. If not a mere coincidence, the ratio 1 : 4 : 1 suggests the possible correctness of my second original hypothesis, namely, that there may have been here a case of differential mating in which the union of unlike gametes was favored. If this were correct, the evidence from this one family would indicate that a sperm carrying the *bursa-pastoris* character is twice as likely to fertilize an egg lacking that character, as an egg having it, and *vice versa*, that sperms bearing only the *Heegeri* determiners will fertilize twice as many *bursa-pastoris* eggs as *Heegeri* eggs. There is one serious obstacle in the way of this explanation of the ratio 1 : 4 : 1; among the numerous hybrid families in F_2 there were a number of families in which the excess of *Heegeri* individuals beyond the expected 25 per cent was quite as striking as was their deficiency in the families of the second and third generations. An attempt is being made to analyze the dominant groups of some of these families in order to determine whether in those cases in which there was an excess of *Heegeri*, there was also a corresponding excess of homozygous dominants.

The same fact also stands in the way of another possible interpretation of the 1 : 4 : 1 ratio: If the heterozygous class were always in excess of expectation, it might be assumed to be due to the physiological superiority of the heterozygous individuals over the homozygous, owing to the stimulating effect of heterozygosis. — a phenomenon now generally recognized. The homozygotes, being weaker, would be eliminated in greater measure than the stronger heterozygotes, and it would not be strange that an elimination on this basis should be about equal in both positive and negative homozygotes. Also against such a hypothesis, however, is the fact that Bursa is normally self-fertilizing, and that the hybrids are consequently not as a rule markedly superior to the pure types; it is difficult to conceive of their elimination to the extent required by the ratio 1 : 4 : 1.

There remains a fourth possibility, namely, that there is some degree of "linkage" of determiners, resulting in partial "coupling" in some families, balanced by a corresponding "repulsion" in other families. All of these hypotheses need further experimental study, and further discussion of them will be postponed until more data is at hand.

The phenomenon of plurality of genes having a similar function, i.e., independently producing the same character, is called by Lang (1911) "polymery" and by Plate (1913) "homomery". Johannsen (1913) suggests that both these terms be retained, the former for the

phenomenon in general, the latter for those cases in which there is complete dominance and no cumulative effect produced by the presence of several genes for the character in question, as compared with the presence of but one. To the genes themselves which independently produce the same or similar effects, LANG applies the name "genomeres".

The demonstration of the phenomenon, or rather the phenomena, which have suggested these new words, marks an important advance in genetic progress, because it has led to a fairly well grounded Mendelian interpretation of inheritable quantitative characters, which have often been cited as offering fundamental exceptions to the Mendelian principles. There is some danger, however, that this assignment of names will give a wrong impression as to the nature and unity of the phenomena for which they have been suggested. The fact must never be lost sight of that the real nature of the genes is purely inferential, since we can know nothing of them except through the morphological or physiological effects which they produce. Two determiners producing or affecting a given character may be identical, slightly different, or profoundly different, from each other, and the question is likely to arise over and over again as to whether any given character represents a case of polymery or not. Thus, we may assume, merely as an illustration, that a plant has its number of internodes determined by a Mendelian gene *N* and the length of the internodes by another independent determiner *L*. Are these to be considered "genomeres" in the sense of LANG? One can scarcely think so, and yet these two elements make up the height of the plant in question, and plant-height is one of the characters for the explanation of whose hereditary behavior polymery has been assumed[1])! Or are we to speak of "polymery" only when the effects of the

[1]) The reader is also urged to read the valuable paper by HAGEDOORN (1914) which appeared after the present paper was in press. No change has been made in the present paper except the inclusion of HAGEDOORN's paper in the references, and the addition of this footnote. It will be seen that my views and HAGEDOORN's are in complete harmony; on a number of points there is a close parallel between his discussion of plural determiners and mine. There are several points, however, in which I do not fully agree with him. I see no good reason, for instance, for abandoning the use of the expression "unit-characters", nor for giving up the system of symbols for the genes, which suggests, whenever it can be conveniently done, some characteristic reaction in which the gene in question takes a critical part. The abandonment of this method tends to make the results of genetic research more inaccessible. With proper emphasis upon the real relation between the determiners and the unit-characters, the suggestive symbol can lead to no more serious misapprehension than that which results from the use of any symbol whatever.

individual genes have not been identified? To avoid confusion from this inability to decide whether in any case we are dealing with polymery or not, I will distinguish in what follows, between "duplicate" determiners and "plural" determiners for any given character. These two terms must still be understood as making absolutely no assumption regarding the nature or identity of the genes themselves. By "duplicate" determiners I understand those which, when separated from each other, produce characters so like that they can not be distinguished from one another; *e. g.*, if *P* and *R* are duplicate determiners and *XX* the residual genotypic "nucleus", then *XXPPrr* will be indistinguishable from *XXppRR* and from *XXPpRr*. By "plural" determiners I shall indicate two or more genes which independently produce a given character, or which modify it in any way whatever, which does not destroy its identity. "Plural" determiners thus also include "duplicate" determiners, of course. In this sense the above mentioned hypothetical genes, *N* and *L*, for the internode-number and internode-length, respectively, are "*plural*" *genes for plant-height*, though by no means "*duplicate*" genes. This distinction has not been clearly made by writers who have discussed the Mendelian inheritance of quantitative characters, and as such discussions have invariably taken as their point of departure, cases in which *duplicate* determiners have been demonstrated, there has always been a more or less obvious implication, if not a direct statement, that in the inheritance of these various quantitative characters, duplicate determiners are involved.

The consequences which result from the existence of duplicate determiners for single characters, have been so well discussed by Nilsson-Ehle (1908, 1909, 1911), East (1910, 1912), Lang (1910, 1911), Emerson and East (1913) and others, that it may suffice to indicate here the characters for which duplicate determiners, or at least plural determiners, have been demonstrated (in full-faced type), and those incompletely analyzed characters for which, as a sequel to the discovery of duplicate determiners, a plurality of Mendelian genes has been assumed to exist. The following list is believed to be fairly complete for the cases in which relevant data are given, or definitely referred to. In some of the more enthusiastic statements regarding the importance of plural Mendelian genes, suggestions of their applicability to other cases have been made, as, *e. g.*, in East's interpretation (1912) of hybridization phenomena in Oenothera, but such cases are not here included.

Plants.

Avena sativa (oats):—

Black color of glumes (Nilsson-Ehle 1908, 1909)

Presence of a ligula
Paniculate inflorescence } (Nilsson-Ehle 1909)

Hairiness of glumes (Nilsson-Ehle 1908, von Tschermak 1911)

Length of glumes
Number of flowers per spikelet
Weight of grains
Height of stem
Width of leaves } (Nilsson-Ehle 1908)

Vegetative period,
i.e., time of ripening (Nilsson-Ehle 1908, 1911b)

Beta vulgaris (beet):—

Length of root
Form of root
Yellow root-color
Red root-color } (Kajanus 1912a)[1])

Brassica napus (Swedish turnip):—

Red root-color (Kajanus 1912b)[1])

Brassica rapa (turnip):—

Length of root (Kajanus 1912b)[1])

Bursa bursa-pastoris (shepherds purse):—

Triangular form of capsule (Shull 1911a, 1914)

Cucurbita Pepo (gourd):—

Size of fruit
Shape of fruit } (Emerson 1910)

Linum angustifolium

Linum crepitans

Linum usitatissimum (flax):—

Length of seeds (Tammes 1911, 1913, Johannsen 1913)

Length of petals
Width of petals
Color of flowers
Dehiscence of capsules } (Tammes 1911, 1913)

[1]) Kajanus presented much data from the F_2 families in support of the view that each of these characters is in certain cases independently produced by two or more Mendelian genes. In a later study, however, (Kajanus 1913) he entirely abandons this interpretation.

Nicotiana Tabacum (tobacco)[1]):—

Number of leaves, Height of stem } (Hayes 1912, Hayes, East and Beinhart 1913)

Length of leaf, Breadth of leaf, Area of leaf } (Hayes, East and Beinhart 1913)

Oenothera (Evening primrose):—

Red veins of leaves (Heribert-Nilsson 1913)[2])

Phaseolus vulgaris (bean):—

Length of seeds, Width of seeds } (Emerson 1910, Johannsen 1913)

Thickness of seeds, Weight of seeds } (Emerson 1910)

Pisum sativum (pea):—

Time of flowering[3]) (von Tschermak 1911, 1912)

Stizolobium (Lyon beans, velvet beans):—

Size of pods, Size of seeds, Time of flowering } (data of Belling) (Emerson and East 1913)

Triticum vulgare (wheat):—

Red grain-color, Length of internodes, i.e., density of heads } (Nilsson-Ehle 1908, 1909, 1911a)

Beardlessness (Nilsson-Ehle 1908)

Glume-color, Height of stem } (Nilsson-Ehle 1909)

Resistance to yellow rust, *Puccinia glumarum* (Nilsson-Ehle 1908, 1911a)

[1]) Goodspeed (1912, 1913) has demonstrated a notable increase in variability of flower-size in the F_2 of certain tobacco-hybrids, but refuses to ascribe this greater variability to Mendelian segregation.

[2]) Heribert-Nilsson assumes that practically all the genetic phenomena of Oenothera may be explained on the basis of plural Mendelian determiners, but gives no relevant data except for the red nerves of one of his mutant forms. To one who is familiar with the genetic phenomena in Oenothera his conclusions in this regard must appear premature.

[3]) Keeble and Pellew (1910) have also interpreted the inheritance of time of flowering as well as height of plants of Pisum on the basis of several Mendelian determiners affected by partial coupling, but assign definitely diverse functions to these several determiners.

Resistance to cold,
i. e. wintering-capacity (Nilsson-Ehle 1908, 1911b)
Vegetative period,
i. e. time of ripening (Nilsson-Ehle 1911b)

Zea Mays (maize):—

Yellow endosperms (East 1910, East and Hayes 1911)
Blue aleurone (East and Hayes 1911, East 1912)
Red pericarp (East and Hayes 1911, Emerson and East 1913)
Dent *vs.* flint endosperms (East and Hayes 1911)
Size of grains (Emerson 1910)
Breadth of grains (Emerson and East 1913)
Weight of grains (East 1911, Emerson and East 1913)
Number of rows on the ear (East 1910, 1911, Shull[1]) 1910, 1911b, East and Hayes 1911, Emerson and East 1913)
Length of ears (East and Hayes 1911, East 1911, Emerson and East 1913)
Diameter of ears (Emerson and East 1913)
Height of stalks (Emerson 1910, 1911, East and Hayes 1911, Emerson and East 1913)
Number of stalks
Total length of stalks
Number of nodes per stalk
Length of internodes
Vegetative period, i. e. time of flowering or ripening
(Emerson and East 1913)

Animals.

Anas (duck):—
Body-weight (Phillips 1912)

Gallus (domestic fowl):—
Fecundity (Pearl 1912)

Homo sapiens (man):—
Skin-color (Davenport 1910, 1914, Lang 1911)

Lepus (rabbit):—
Ear-length (data of Castle) (Lang 1910, Walter 1913)
Size of body (data of Mac Dowell) (East 1912)

[1]) I did not interpret the increased F_2 variability in the number of rows as due to the segregation of plural determiners for row-number, but as the result of segregation of Mendelian characters ingeneral, resulting in different degrees of heterozygosis and consequently in different degrees of heterozygotic stimulation. See text.

Mus musculus (mouse):—
Piebald coat-color (Cuénot 1907, Lang 1911)
Mus rattus (rat):—
Hooded coat-pattern (data of Castle) (East 1912, Johannsen 1913, Hagedoorn 1914).

Until the plural determiners for any characteristic have been isolated in different individuals, the actual similarity or difference of the characters they produce and the method of their inheritance can not be demonstrated. For all cases in which such analysis has not been made the existence of plural Mendelian determiners must be purely hypothetical; nevertheless, in the absence of other adequate interpretations for the phenomena recorded by these investigators, the existence of plural Mendelian determiners should be accepted as a plausible working hypothesis.

Granting the existence of such plural determiners, what is the likelihood that any of them are also duplicate determiners? There is no reason to suppose that a larger proportion of the independently inheritable factors of size, form, etc., are really duplicate, than of those more easily analyzed characters whose Mendelian inheritance has now been fully demonstrated. How many thousands of characters of various kinds have been proved to follow the Mendelian method of inheritance, I do not know, but certainly the four cases of fully demonstrated duplication of determiners represent an insignificant proportion of these, and would, therefore, by themselves form an extremely slender basis on which to rest the thesis that quantitative characters are generally Mendelian in inheritance. It is only because such general features as size and form and such physiological relations as length of vegetative period and resistance to disease or to cold, may rest upon many qualitatively as well as quantitatively different elements, each of which may be controlled, conceivably, by one or more Mendelian determiners, that the hypothesis of the Mendelian inheritance of these features becomes adequate. It ought to be emphasized, therefore, (1) that although, historically, the Mendelian interpretation of the inheritance of size-differences and of complex physiological capacities and activities has been developed as a result of the discovery of duplicate determiners, it need not have awaited that discovery, and (2) that this historical connection must not be taken to indicate that the elements which make up these complex characteristics, or the genes which produce or control them, are in any case of duplicate nature, — although, on the other

hand, the possibility that they are sometimes duplicate (shall we say once in a thousand times?), is not to be overlooked.

The theoretical and practical importance of the conclusions drawn from these studies on quantitative characters makes it essential that the evidence be made as impregnable as possible. The extreme difficulties to be overcome in the attainment of a fairly complete and decisive demonstration of the manner of inheritance of such characters are a challenge for a great deal of intensive work on some single, easily handled quantitative character, with perfectly controlled individual analysis through as many generations as may be required. In anticipation of such future work, and without calling into question the correctness of the conclusions arrived at by any of the investigators whose work has been included in the above list, it may not be out of place to point out several weaknesses in the evidence upon which the conclusions have been based, in order that future work along these lines may be strengthened.

For a considerable portion of the characters listed in the above table the only evidence yet available that Mendelian segregation has taken place, is the greater variability of the F_2 compared with the parent strains and their F_1 hybrids. Sometimes there is added a small amount of evidence that the F_3 families are significantly differentiated. CASTLE (1912) maintains that other explanations of this increased variability in the F_2 are possible. This ought to be granted, but the rather vague hypothesis actually offered by CASTLE as an alternative seems far less plausible than the hypothesis of segregation of plural Mendelian determiners.

Already in 1906, JOHANNSEN gave, by a comparison of coefficients of variation, a full demonstration of the fact that the variability of the F_1 in regard to several quantitative characters was of the same order as that of the parents. He also expressed the view, based upon some preliminary experiments in the greenhouse, that segregations of size-characters were represented in the second generation hybrids from his "pure-line" beans. The author (SHULL 1910) was perhaps the first to actually bring an F_2 coefficient of variability into comparison with the coefficients of variability of the parent strains and of their F_1 hybrids, thus giving adequate mathematical proof of the increased variability of an apparently continuous quantitative character in the F_2.

This greater variability was definitely referred, in my paper, to the segregation of numerous hypothetical Mendelian determiners; but these were not assumed to be plural determiners for the particular character then being studied, namely, the number of rows of grains on

the ears of maize, but for all the characters, internal as well as external, by which the parents had been differentiated. My investigations on the effect of cross and self-fertilization in maize, had led me as early as 1907 to the conclusion that the decreased vigor which appears when a normally cross-bred plant is selfed, is a counterpart of the increased vigor long known to result when species or varieties not too remotely related to each other are hybridized (Shull 1908). In other words, hybridity itself, — the union of unlike elements, the state of being heterozygous, — has, according to my view, a stimulating effect upon the physiological activities of the organism, which effect disappears as rapidly as continuous breeding reduces the progenies to homozygous types. There can be little doubt of the general validity of my conclusions in this regard, completely supported as the have been by my own continued work (Shull 1909a, 1910, 1911a) and by the splendid researches of East (1909, 1911), East and Hayes (1912) and others.

Here again as in the case of plural determiners, there is some danger of misconception due to the fact that all discussions of the stimulus of hybridity have taken as their starting point, for the sake of simplicity, the typical Mendelian distribution of the germinal substances. The essential features of the hypothesis may be stated in more general terms, as follows: The physiological vigor of an organism, as manifested in its rapidity of growth, its height and general robustness, is positively correlated with the degree of dissimilarity in the gametes by whose union the organism has been formed. In other words, the resultant heterogeneity and lack of balance produced by such differences in the reacting and interacting elements of the germ-cells act as a stimulus to increased cell-division, growth, &c. The more numerous the differences between the uniting gametes, — at least within certain limits, — the greater, on the whole, is the amount of stimulation. These differences need not be Mendelian in their inheritance, although in most organisms they probably are Mendelian to a prevailing extent. It is not improbable that the same phenomenon is manifested also in some cases as a result of interaction between the Mendelian genes (and the non-Mendelian genes, if such be present) of the male nucleus, and the elements of the egg-cytoplasm which it enters in the process of fertilization, as emphasized by A. F. Shull (1912), but it seems unlikely that an initial stimulation of this kind can account for any large part of the increased vigor which is maintained throughout all subsequent development: if the continued stimulation which is manifested by hundreds or even thousands of clonal generations, be attributable

in more than very slight degree to the fact that the sperm-nucleus was introduced into a new cytoplasmic environment, the permanence of that cytoplasmic environment and its freedom from modification by the nuclear elements which are so intimately associated with it, are more complete than is generally believed.

This stimulation or increased metabolic activity due to the differences in uniting gametes, is a purely physiological phenomenon and is of very widespread occurrence, but need not be universally manifest because, when differences between the gametes become too numerous or too great, sterility or even complete incompatability may result, and in any particular case the expected stimulation may be more than counterbalanced by the specific action of some depressing or inhibiting factor or combination of factors. To avoid the implication that all the genotypic differences which stimulate cell-division, growth, and other physiological activities of an organism, are Mendelian in their inheritance, and also to gain in brevity of expression, I suggest that instead of the phrases, "stimulus of heterozygosis", "heterozygotic stimulation", "the stimulating effects of hybridity", "stimulation due to differences in uniting gametes", etc. which have been used by myself and others, the word "*heterosis*" be adopted[1]). The corresponding adjective "*heterotic*" may also be useful in such expressions as "heterotic effects", or "heterotic stimulation", — the latter expression being synonymous with "heterosis".

Returning now to the bearing of this phenomenon on the increased variability of the F_2 as compared with pure types and their F_1-hybrids: In the pure types there is no "heterosis" or stimulating effect of heterozygosis and in the F_1 where this stimulation is at its maximum, it is the same in all the individuals and consequently can have only an indirect effect (if any) upon variability[2]). In the F_2 on the other hand,

[1]) The word "heterozygosis" has been occasionally used for this "stimulus of hybridity", but it should not be considered available for such restricted usage even by those who hold that all inheritance is essentially Mendelian, for the reason that, as used by its originator, Dr. SPILLMAN, and also as rather generally used in genetic literature, the word "heterozygosis" signifies only the state of being heterozygous.

[2]) It is conceivable that a vigorous plant may be less susceptible than a weak one to certain variations in the environment, and if this be true in any case, the variability (fluctuation) will be *indirectly decreased* in that case by heterosis. On the other hand, there is at least one simple way in which variability can be *indirectly increased* by heterosis, especially in regarded to repeated organs. A highly heterotic plant, for instance, because of its unusual vigor may develop branches from buds which in a weaker plant would remain dormant. The foliar or floral organs borne by such

the segregation of Mendelian characters produces some pure homozygotes and some individuals which have as many heterozygous elements as there were in the F_1 individuals, i. e. there are some unstimulated individuals and some which are highly stimulated, as well as individuals having all intermediate degrees of stimulation. The phenomenon of heterosis alone, therefore, in so far as it arises from Mendelian differences, will cause an increased variability in size-relations in the F_2 as compared with the P_1 and the F_1 generations.

Furthermore, those F_2 individuals which owe their differences of size and form to their different degrees of heterosis, will yield F_3 families also showing different average heights or different average sizes of any organ which may be under consideration, because such families will possess different average degrees of stimulation. Such F_3 families thus exhibit apparent differentiation in size-characters wholly aside from the existence and segregation of specific size-determiners. That some of these differentiating genes whose heterozygous condition stimulates to greater physiological vigor are specific modifiers of size, form or function of the organism, or of one or more of its parts, is extremely probable, qut this fact can be demonstrated beyond question only by comparison among extracted homozygous types.

In most of the work on increased F_2 variability, the facts here stressed seem to have been left entirely out of account, namely, that every criterion given for the segregation of continuously variable size-characters, is also produced, to a certain extent at least, by heterosis from Mendelian determiners which, in their homozygous condition, are not necessarily productive of size-differences. Only in one instance have I found any mention of these particular effects of heterosis, Hayes, East and Beinhart (1913, p. 55) having recently assigned them as a reason why "the coefficient of variability is not a very safe criterion by which to judge when dealing with a character such as area of leaves."

That the occurrence of heterosis increases the difficulty of genetic analysis of size-characters in another way, namely, by throwing the stimulated individuals into size-classes in which they would not belong if not thus stimulated, has been recognized by several investigators, particularly by East and Hayes (1911), Hayes (1912) and Emerson and East (1913) and these authors have for this reason laid stress on certain cases in which the F_1 hybrids do not exceed the average of

branches may differ from those on the branches which usually develop. The increased variability in flower-size in Goodspeed's (1912, 1913) F_1 Nicotiana-hybrids may perhaps be accounted for in this way.

the two parents in respect to the particular character under consideration, on the assumption (in some cases specifically stated) that such a character is not affected by heterosis. The intermediacy of a character in the F_1 does not prove, however, that heterosis has no effect upon this particular character, especially when the parent stocks are complex hybrid material like maize. In such material, the size any organ whould have if all the determiners possessed by the given individual were homozygous, is unknown, and consequently there is no secure basis on which to predict the purely genetic (unstimulated) condition of such a character in the F_1, from its stimulated condition in the parents. For example, because the length of ears in the F_1 from a cross between Tom Thumb pop-corn and Black Mexican sweet-corn is intermediate between the ear-lengths of the parents, EAST and HAYES (1911 p. 124) say that "ear-length does not show the increased vigor due to heterozygosis that is seen in the heights of plants." The two parents were in this case grown from commercial seed and were both undoubtedly in a complex condition. These authors may have intended to say merely, that the effect of heterosis is *not as obvious* in ear-lengths as in height of stems, for EMERSON and EAST (1913, p. 40) in discussing the same cross state that ear-length in maize "is not affected by heterozygosis *to as great a degree as height, although some effect may be traced*" [1]). In my crosses among nearly homozygous strains of maize, there were always a great increase in ear-length in the F_1, and decreasing ear-length in subsequent generations, showing that, at least in some cases, ear-length is markedly subject to increase by heterosis.

An increased F_2 variability following an intermediate average value in F_1 might result from the bringing together of as few as two Mendelian genes affecting different elements in the given character, the one acting in a positive direction, the other in a negative direction, and the dominance or lack of dominance would be immaterial, so long as the effects of the genes in question were slight compared with the fluctuations of the same character. Thus, if a plant possessing a partial inhibitor or reducer of internode-number be crossed with another plant having a stimulator for internode-length, all the other genes being the same in the two cases, the height of the F_1 plants would be intermediate between the heights of the parents, with variability due alone to fluctuation, as it is in the homozygous parents. The F_2 would show

[1]) Italics are mine.

increased variability and this increase would appear greater if the two differentiating genes were dominant, than if dominance were absent. This being the case, the point may be emphasized that the mere demonstration of an increased variability in F_2 does not by itself prove either that several genes of similar nature are involved, that their dominance is lacking, or that all the inheritable size-differences between the P_1 individuals are Mendelian, though it does render probable the one essential point, namely, that a Mendelian segregation of some sort has taken place. The latter conclusion is all that has been specifically maintained in many cases in which an increased variability has been found in the F_2 and the matter is emphasized here only because the impression might be gained that every demonstration of increased variability in F_2 supports the several assumptions which have been made in the development of the Mendelian explanation of inheritable quantitative differences.

Attention may be called also to a purely technical manner in which F_2 variability coefficients may be increased. In a number of characters in respect to which the F_2 families of maize (East and Hayes 1911) have been reported more variable than the F_1, the data for the parents and the F_2 generation are in each case derived from the progeny of a single mother-plant, while the data for the F_2 are given for the combined progenies of 2—5 plants. There is no proof given in these cases that the parents and their F_1 hybrids were not as heterogeneous as the F_2. As the parents were certainly not homozygous some segregation must have taken place in the F_1 as well as in the F_2, so that an F_1 progeny grown from a number of ears corresponding with the number used for the F_2 should have shown a larger F_1 variability than is reported. Consequently in these cases a proper comparison can not be made between the variability of the several generations. It is a pleasure to note, however, that most of Hayes's data for tobacco (Hayes 1912) and all of Emerson and East's (1913) excellently handled data for maize, have been derived from strictly individual analyses, and as the results in these cases are not materially different from those reported earlier by East and Hayes, it is obvious that the general results of the latter investigators, although in part due to unequal treatment of the several generations, will not on this account need a revision. In supporting the thesis, that near-homozygous types have appeared in the F_2, by a comparison of F_3 coefficients of variability with the P_1 and F_1 coefficients, it is likewise important that the several generations to be compared be given like treatment. There should be as many tests of

variability in the parental, F_1, and F_2, generations, as in the F_3, if the range of the coefficients of variation in the different F_3 families is to be properly evaluated.

In thus pointing out some limitations in the legitimate interpretation of increased F_2 variability and size-differentiations in F_3, it is hoped that the reader will not mistake my attitude. I believe that all of these points can be taken into account without reversing the fundamental conclusions that plural Mendelian factors exist, which may affect in an apparently continuous manner the various quantitative characters and complex physiological activities of plants and animals, and that Mendelian segregations offer at present the most plausible interpretation of most of the phenomena encountered in the inheritance of these characters.

Attempts to decide how many differentiating genes affect a certain quantitative character in a given cross, have been, up to the present time, premature. HAYES's (1912) conclusion that if the number of F_2 individuals is large enough, the F_2 range will equal the combined ranges of the parents and the F_1 hybrids, is not a legitimate conclusion from the evidence he presents, but only a logical necessity for the hypothesis he holds, namely, that the size-differences with which he is working are wholly the product of plural Mendelian determiners. It is well known that the empirical range of a continuous variation increases with the increase in the number of variates. The total combined range of variation in number of leaves on the paternal strains and on the F_1 of HAYES's "Sumatra"-"Broadleaf" tobacco-cross extended from 16 to 31, thus including 16 classes, and that of the F_2 from 17 to 35, or 18 classes, but the combined number of individuals included in the P_1 and F_1 were only 683, while the total number in the F_2 families was 6340, besides which, the former were grown on good soil, heavily fertilized. HAYES shows that there is only slight modification of leaf-number on different soils, and although he gives no evidence as to the relative variability on the different soils, this also is probably but little affected, so that too much stress must not be laid on the different conditions under which the several generations were grown; but the extent to which the combined ranges of P_1 and F_1 would have been stretched if ten times as many individuals had been available in those generations, remains a question, and leaves the conclusion as to the identity of range between the F_2 and $P_1 + F_1$ incompletely supported.

This extension of the F_2 range of variation to include the two P_1 ranges is the basis upon which estimates of the number of plural

determiners involved in any given cross have been based. Nilsson-Ehle (1911) has described a case in which the range of variation in the length of heads of wheat in the F_2 considerably exceeded the combined ranges of the two parents. Hayes (1912) has found a similar case in the number of leaves in tobacco, and Emerson and East (1913) have seen the same phenomenon in the length of internode and total length of stalks in maize. It seems probable that such transgressive variation may be the rule rather than the exception when very complex characters are investigated; for it is hardly to be expected that a large number of plural determiners, affecting such a character, shall all act in the same direction, or that the parent having the highest development of the given character shall generally contain all the genes which the other chosen parent possesses. Whenever such transgressive variability is producible by the genotypic recombinations of parental characters, the frequency with which F_2 individuals simulate either parent, gives no clue to the total number of plural determiners which have been brought together, with respect to any character under consideration. The difficulty of making an estimate of the number of genes which affect the same character will be more fully appreciated when it is kept clearly in mind that these plural determiners need not be duplicate, and that consequently there is no reason for assuming that the influence of the several determiners is quantitatively equal.

Qualitative and quantitative differences in the effects individually produced by the several plural factors for a character will assist in interpreting certain phenomena for which less simple hypotheses have been offered. The now celebrated hooded rats may serve to illustrate: Because the hooded-pattern reappears in all crosses as a Mendelian recessive to the self-colored pelages, in the simple monohybrid proportion, it is accepted by Castle (1912) as a case in which a single determiner is involved. Selection of high and low extremes of this pattern during a series of generations has resulted in increasing the size of the pattern in the one series and in diminishing it in the other, just as Cuénot (1907) found to be true in regard to the piebald-pattern of mice. When hooded rats from either the plus or the minus selected series are crossed with self-colored rats the hooded-pattern still acts in each case as a simple monohybrid recessive, though the extracted pattern is somewhat larger when an individual of the plus series has been used in the cross, and somewhat smaller when the hooded parent was taken from the minus series. Castle concludes, therefore, that selection does not simply sort out variations already

existing, but is a "creative force", which, by modifying unit-characters, produces something otherwise unattainable. Leaving aside the faulty logic which requires that something can be selected that is not first presented for selection, the best explanation of the case appears to be that this hooded color-pattern is really a complex character instead of a simple one, the genotypic basis of which consists of one gene having a large and fundamental effect in determining the general nature of the hooded-pattern, and a number of other independently inheritable factors which act as slight plus- and minus-modifiers of the action of this fundamental gene. As these modifiers are not in any sense duplicates of the fundamental pattern-factor itself, we are not driven, as CASTLE says we are, as "the only logical escape" from the dilemma presented by the invariable occurrence of a monohybrid ratio, "to assume further that the assumed multiple units are all coupled."

Another case in point concerns the inheritance of heights in maize (EMERSON 1911). In two of EMERSON's hybrid families there was a sharp segregation into tall and dwarf plants, apparently due to the presence and absence of a single Mendelian determiner, while in other maize-crosses the F_2 presents a continuous series of height-differences which suggest the presence of several independent determiners affecting the height. EMERSON accepts CASTLE's "only logical escape" and assumes that in the apparently monohybrid families there was probably "*a coupling of the several height characters.*" As EMERSON himself says, he is led to this construction by the consideration that "it would seem more reasonable to suppose that similar differences in height are due to a similar number of height characters." Here again lurks the idea that these plural genes for height are duplicate genes. To me it seems more reasonable to suppose that the height-modifiers are generally *not* duplicate, and that consequently it is not illogical to expect that some of them will produce much larger height-differences than others. The possibility of coupled height-differences is not denied, of course, for it is not improbable that coupling occurs among the genes for quantitative differences as frequently as among those of fully analyzable Mendelian characters, but coupling should not be assumed in any case so long as a simpler interpretation is available.

In connection with studies of plural determiners, HAYES (1912, p. 22) and TAMMES (1913) have used the biometric coefficients of correlation as indicative of the genotypic relations among the several quantitative characters, but such correlations are so nearly universal and are due to such a conglomeration of different causes that their use as

a measure of genotypic constitution is apt to lead to quite factitious conclusions; consequently, such use of the correlation table should be most guarded and genetic inferences should be drawn from it with the utmost reserve. If two different size-characters, such as number of leaves and total area of leaves, show increased variability in the F_2, this increase in each case may be interpreted logically as the result of segregations among plural Mendelian determiners which affect these characters, but a low statistical correlation between such characters does not necessarily indicate that the series of determiners which affect the one character is in large measure distinct from the set of genes which modify the other character. Both may owe their greater F_2 variability to exactly the same set of segregating genes, the low correlation being due to the fact that the independent fluctuation of the two characters is much greater than the modifications produced by each of the several hereditary factors which affect them. Such independent fluctuations are readily comprehensible when it is remembered that the number of leaves and the area of each leaf are determined at different times, and conceivable under the influence of very different elements of the environment.

Neither does a high coefficient of correlation between the quantitative variations of two characters prove that any of the Mendelian genes which affect those characters are coupled, as assumed by Tammes (1913). She found by careful measurements of length and breadth of seeds, and length and breadth of petals, and by estimations of the intensity of pigmentation of the petals, in her F_2 Linum-hybrids, that all of these characters are positively correlated; the larger the petals borne by one of these F_2 hybrids, on the whole, the deeper blue is the color of its flowers, and the larger its seeds. All of these characters exhibit increased variability in the F_2, thus indicating that they are probably controlled or affected by segregating Mendelian determiners (Tammes 1911). The obvious basis for the inference that genetic coupling exists among some of the plural factors which affect these characters in flax, is the assumption that they are specific determiners for the particular quantitative character under investigation, and therefore essentially duplicate. I believe I have made it sufficiently clear by the foregoing discussion that nothing in the observed facts warrants such an assumption. Such correlations are readily understood if we keep in mind the fact that the various unit-characters are always compound, — the result of the combined action of a gene and the rest of the genotype, under limiting conditions supplied by both the internal and the

external environment. This "rest of the genotype" may be the determining factor in producing the correlations. It is probable that the correlations found by TAMMES represent in large measure, if not wholly, the phenomenon long known as physiological correlation, and recently designated by BALLS (1911) "autogenous fluctuation". An individual is not a mosaic of independent parts, but a *unit* made up of members and characteristics which are often independent from each other in inheritance, but which are largely dependent upon each other in development. If the correlation of these characters is not simply due to their somatic interdependence it is much more plausible to assume that some of the plural determiners which affect one of these characters are also among the plural determiners which modify one or more of the other characters, and that all of these determiners are inherited independently according to the simple Mendelian method, than to assume that there is a complex coupling of some sort, resulting in gametic series such as 3 : 1 : 1 : 3, 7 : 1 : 1 : 7, &c., instead of the usual 1 : 1 : 1 : 1.

When we begin to speculate regarding the genotypic basis for the plural determiners, it is of the greatest importance that the relatively rare phenomenon of duplication of determiners be not confused with the nearly universal occurrence of non-duplicate plural determiners. There is nothing special in the history or the genotypic interpretation of the latter, their peculiarity in affecting the same organ or other character of an organism, is purely an incident of somatic physiology, — a "physiological correlation", — and therefore, any discussion of the genotypic basis of such complex characters must be simply a consideration of the material basis for the Mendelian behavior in general, — a subject whose adequate discussion can not be undertaken here. The actual duplication of Mendelian unit-characters, on the other hand, deserves some special consideration because in these there is some likelihood that the cause for the duplication may involve, at least in some cases, a series of special genotypic phenomena.

It may prepare sufficiently for what follows to indicate briefly my attitude toward the question of the material basis of Mendelian characters. The following three propositions may serve this purpose: (1) The observed behavior of the chromosomes is such that if different chromosomes have permanently different functions, these functions must be distributed among the offspring exactly as Mendelian unit-characters are distributed; (2) It is not necessary to assume that the visible chromosomes are the only elements of the cell which partake of the same method of distribution during the processes of reduction, fertil-

ization and cell-division; (3) If the distribution of the chromosomes is the determining cause of the distribution of the unit-characters, it is immaterial for most of the known phenomena of heredity, whether these genes are whole chromosomes parts of chromosomes, or physical or energic differences in the chromosomes or their parts. With the understanding that the chromosomes simply represent *a type of behavior* which Mendelian genes probably also exhibit, they may be substituted with some degree of reserve for the Mendelian determiners, in picturing to ourselves the probable relations and movements of such determiners.

Without abandoning any of these propositions, except for an immediate didactic purpose, I shall frankly assume in the following discussion of the genotypic and evolutionary significance of duplicate determiners, that the genes are definitely associated with the chromosomes.

If any Mendelian character be inherited as a single unit, its heredity may be explained by assuming that the gene *A* for that particular character occurs in only one pair of (homologous) chromosomes (1,1, Fig. 6) in the one parent (the positive homozygote), and that it is absent from all the chromosomes of the other parent (the negative homozygote). In order that another character may be independently inherited in the same manner, its determiner, *B*, must occur in a different pair of chromosomes (2,2) either of the same parent that contained *A* or in the other parent, but must be absent from all other chromosomes of the two chosen parents. In the same manner, as many independently inherited determiners, *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, etc., can be accounted for as there are haploid chromosomes. All the phenomena of duplicate determiners will be fully accounted for, then, by assuming that $B = A$, that $C = B = A$, that $D = C = B = A$, etc., the total number of independently inheritable duplicate determiners being likewise limited by the number of haploid chromosomes.

When we try to picture to ourselves how duplicate determiners have originated, several possibilities at once present themselves. In the first place such duplication of determiners may be either a primitive or a derivative condition. Emerson (1911) has suggested that many fundamental characteristics of any biotype may be "represented"[1])

[1]) It will be understood, of course, that this convenient mode of expression is purely figurative. The true relation between the genes and the characters toward whose development they make essential contributions, has been indicated with sufficient accuracy elsewhere in this paper that no misconception will arise from the adoption here of this more figurative phraseology.

in duplicate in every chromosome. If this be true, such a repetition of genes producing independently the same character is almost certainly a primitive condition, and the evolutionary progress from such a condition to that in which the duplicately represented character finally has no representative in any chromosome and therefore disappears from the soma, is plausibly traceable through a continuous series in which the duplicate genes have disappeared from one chromosome pair after another. Such a descending series must be due in part to retrogressive mutation. — to the loss of one or more factors, — but may be due also in part to rearrangement of determiners in some such manner as described below in connection with derivative duplication.

Emerson and East (1913) point out, on the other hand, that "if in any line of descent a factor *X* should become located in different chromosomes, or in any other way be so affected as not to be allelomorphic to itself in all combinations," a duplication of determiners will result. In this case the duplication would be a derivative condition, the dihybrid being derived from the monohybrid, the trihybrid from the dihybrid, and so on. A derivative duplication of determiners might also result from repeated progressive mutations. For example, we may think of the appearance of a new character as a result of some chemical transformation, such as isomerization or polymerization, which takes place in a chromosome; the nature of such a chemical change must be determined by the antecedent chemical constitution of this chromosome; then if we assume with Emerson that the several chromosomes may have fundamentally similar constitutions, it is not illogical to believe that the same sort of transformation may occur independently in different chromosomes.

All of these methods may have been operative in different cases in producing duplication of determiners, but the assumption of a physical rearrangement of elements already existing appears to me to offer the fewest difficulties and therefore to have been in all probability one of the most potent sources of duplicate determiners. An important question to be considered then is *how a factor may come to be located in different (i. e. non-homologous) chromosomes.*

There are at least two very simple ways in which such a result could conceivably come about. The normal Mendelian behavior may be supposed to result from the invariable meeting of homologous chromosomes at the time of fertilization and their invariable separation into different germ-cells during gametogenesis, but the invariability of neither of these processes is a logical necessity. If two chromosomes should

change places, each uniting with the homolog of the other, as illustrated diagrammatically in fig. 6, the result would be exactly the same as if two determiners of the same type had originated independently in these two pairs of chromosomes, for now two chromosomes (3 and 4, fig. 6), each bearing the gene *C*, could enter into a single germ-cell, while into the sister germ-cell would pass two chromosomes in which the same determiner is absent. This same chromosome might carry other determiners in a coupled system with *C*, all acting together as a single unit, but it matters not in such a case how complicated the particular chromosome is, — over how large a portion of the organism it operates, or in how many different physiological and morphological features it produces characteristic visible or invisible effects, — the duplicate determiner would represent exactly the same coupled system and play exactly the same rôle, because, although located in a new position this chromosome would really be the same organ and not a new and independently originated duplicate of it.

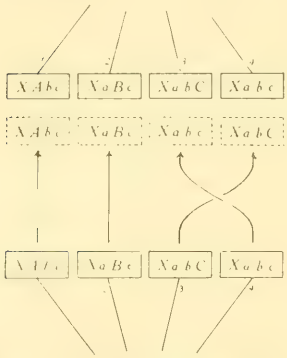


Fig. 6. Hypothetical duplication of a determiner by the displacement of a chromosome. *X* represents the unhypothesized residual constitution of the chromosome; *A*, *B*, *C*, are hypothetical Mendelian genes; *a*, *b*, *c*, simply call attention to the absence of the genes represented by the corresponding capitals.

There is another readily conceivable method of rearrangement of genes by which a duplication of determiners would be brought about. While it is now known that chromosomes do not invariably unite to form a continuous spireme, the work of numerous cytologists has made it probable that this is the usual procedure. At one stage in cell-division the chromosomes are united into an apparently continuous strand, and at another stage the strand segments preparatory to the formation of the daughter chromosomes. If the determiner *C* happened to be located in the extreme end of one chromosome (3,3, fig. 7), it seems a very reasonable assumption that the break in the strand which forms the new chromosomes might once occur on the opposite side of this determiner, so that instead of lying in the chromosome in which it had been originally located (3), it would become a part of the reverse end of the adjacent chromosome (4). The same result might come about

through a rearrangement of substances in the region of the break between two chromosomes, — resulting in a sort of "longitudinal cross-over". This would now serve to locate the determiner *C* in two different pairs of chromosomes, so that here again as in the preceding case, two chromosomes containing the same gene, *C,C*, could be included in a single germ-cell, leaving a corresponding germ-cell with only *c,c* chromosomes. The one important difference between the two methods of duplication illustrated by figures 6 and 7 relates to the coupling of determiners, for by the method illustrated in figure 6, in which a whole chromosome is displaced, a mechanism is provided which would preserve any coupling which had existed through the association of several genes in the same chromosome. The method illustrated in figure 7 would favor the breaking of such a coupled system. Some situation may arise in which this difference may give a clue to the method by which duplication has arisen.

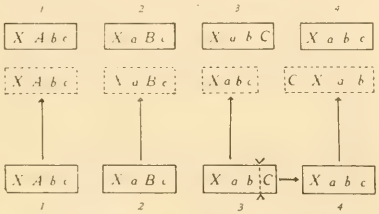


Fig. 7. Hypothetical duplication of a determiner by a longitudinal transfer of a gene from one chromosome to an adjacent one. Significance of symbols the same as in fig. 6.

Both of these methods of origin of duplicate determiners from single ones seem very plausible. If the chromosomes are the bearers of the Mendelian genes, the relative rarity of duplication leads necessarily to the inference that, in the first place, homologous chromosomes are very fixed in the relations in which they pair during fertilization, and in the second place, that division of the spireme to form the daughter chromosomes is also very fixed in position. Upon this fixity of relations, both in the formation of the chromosomes and in their subsequent movements must depend, then, the very general occurrence of normal Mendelian inheritance.

It is of great interest and importance in relation to the duplication of determiners for the triangular capsule in Bursa, to note that either of the two methods just described, or any other process by which a Mendelian gene is carried out of its previous relative position, would result not only in the duplication of this determiner, but, if this gene had not been previously duplicated, the rearrangement would at the same time make possible the production of an individual from which the character is missing, for whose production this gene is an essential

element, because, as we have already seen, when two chromosomes, each possessing the determiner *C*, pass into the same germ-cell, the sister germ-cell receives their two homologs from which *C* is absent. Then by the union of two germ-cells of the latter type an individual will be produced in which the gene *C* is omitted, and whose soma can not exhibit, therefore, the characteristic reaction in which *C* plays an essential rôle. Here then is an easy explanation of the origin of recessive mutants without the actual destruction or loss of determiners. Applied to the specific case of Bursa, *the very same operation which doubled the determiner for the triangular capsule in Bursa bursa-pastoris, may have given rise also to Bursa Heegeri.*

Of the four cases of duplicate determiners thus far demonstrated, namely, the presence of a ligula in oats, red pericarp-color in wheat, yellow endosperm-color in maize, and the triangular capsule in Bursa, two are color-characters, and two are structural characters. The color-characters do not suggest in any clear way their probable method of origin; the phenomena they present may be primary or secondary; they are about equally well explained on the basis of any of the above described schemes. The simplicity of such a character makes it about as easy to imagine that the duplication is due to repeated mutations as to a rearrangement of the genes. In the two structural characters, however, I believe it to be clearly indicated that for the ligula of Avena the duplication of determiners is a primitive condition, and that for the triangular capsule in Bursa it is a derivative condition. Comparative morphology offers the first evidence in favor of this fundamental difference between these two cases, for the ligula is almost universally present in the grasses and so must have been present in the ancestors of Avena, while a triangular capsule is formed, so far as I am aware, in no Crucifer other than Bursa, and therefore this form of capsule was probably absent in the ancestors of this genus. A further indication that the duplication in the case of the ligula was the primitive condition is given by the large number of duplicate genes whose existence has been made probable, four having been indicated in one cross, though only two have been adequately demonstrated. The crucial test of the hypothesis is a cross between the liguleless oat, "Jaune géant à grappes", or one of its recessive derivatives, with an undoubted wild oat. Owing to the large number of duplicate determiners for the ligula likely to be found in such a cross, it must be carried out on an unusually large scale; indeed, completely decisive analysis may prove to be impossible, owing to the

limited number of seeds produced by each individual. The fact that one of the two fully demonstrated duplicate determiners for the ligula in oats was associated with a particular form of panicle may mean that the two duplicate genes were brought to light by independent mutations resulting in the loss of the ligula-gene from two different chromosomes which had other differences which affected the form of the inflorescence. It must not be inferred, however, that because a character is primitive, it is necessarily, or even generally, represented by duplicate determiners in the germ-cells. The ligula in maize serves to strongly impress this statement, for EMERSON (1912) finds that in each of several independent stocks of maize there is only one pair of genes present for the ligula.

The very complexity of the capsule-character of Bursa, is, to my mind, against the origin of its duplicate determiners by independent mutations, for not only are there differences in form, size and pigmentation, but the entire structural mechanism which provides for the freeing of the mature seeds by the falling off of the valve, including a thickening of the interior epidermis and a definite articulation at the margin of the dissepiment, remain together as a single characteristic or unit-character, whether produced by either of the duplicate genes, *C* or *D*, or by both. In my most recent crop of Bursa there were several individuals which showed some modifications of the *Heegeri* capsule-character, of such a nature as to suggest that the *bursa-pastoris* capsule-character may be in reality produced by a coupled system of determiners instead of a single determiner. This matter is not yet ready for report but it is under investigation. It is mentioned here only because of the important bearing such coupling of characters would have upon the problem of the method by which the duplication of determiners for the triangular capsule may have been brought about. If the triangular capsule should be found to represent a complex coupled system of determiners acting together as a single unit, the possibility of its duplication by independent mutations or by longitudinal "crossing-over" between adjacent chromosomes would be nearly incomprehensible.

It may be possible to get some further experimental evidence that duplication of the capsule-character in Bursa is a comparatively recent derivative condition, in a manner parallel to that suggested above for testing the primitive nature of duplication for the ligula-character in Avena, namely, by means of crosses between *Bursa Heegeri* and the oldest races of *B. bursa-pastoris* which can be found; for if my hypothesis is correct, such crosses would probably result in 3 : 1 ratios in F_2. I am now seeking evidence along this line by new crosses with *B. bursa-*

pastoris from different regions, and hope to be able at a later date to give further data bearing upon this question.

As we have already seen, the simple shifting of a chromosome carrying the determiner for the triangular capsule into a new position with reference to the other chromosomes probably gave rise to the recessive mutant *B. Heegeri*, a result which has been generally referred heretofore to the "loss" or "destruction" of a determiner. It is an attractive hypothesis that such shifting of determiners may account for the occurrence of recessive mutants generally, as well as to some dominant mutants, but it is a hypothesis which I believe incapable of more than a very limited application, for the simple reason that retrogressive mutation is a relatively frequent phenomenon, while duplication of determiners is, so far as present evidence indicates, a relatively infrequent one. If both phenomena were due generally to the same cause they should appear with similar frequency. The suggestion of EMERSON and EAST (1913, p. 13) that it is "quite within the range of possibility that some of DE VRIES's Oenothera mutants have originated" from the union of germ-cells having duplicate Mendelian determiners for the parental characteristics, none of these duplicate genes happening to occupy homologous positions in both germ-cells, can not be accepted by any one familiar at first hand with the genetic phenomena in the genus Oenothera. A consequence of such an interpretation would be that plants should often be found whose progeny produced by self-fertilization would consist of 75 per cent of the parent-type and 25 per cent of the particular mutant-type. From hundreds of such self-fertilizations which have been made among the "mutating Oenotheras", with strictly individual analysis, no such result has been secured. The total number of mutants of all types has rarely exceeded 5—7 per cent. Attempts to interpret the genetic behavior of the Oenotheras on a Mendelian basis or to apply experiences with Oenotheras to other groups in which Mendelian inheritance has been demonstrated, is still premature. A great deal of purely inductive work on this genus will be required before it can be safely articulated genetically with other groups.

The data presented in the present paper removes the duplication of genes of the triangular capsule in Bursa from the status of a mere interpretation to one of complete demonstration. Although this has required considerable labor, it has been accomplished with ease compared with the work which will be necessary to demonstrate the truth or falsity of the proposition that plural Mendelian determiners adequately explain any case of a) the inheritance of apparently continuous quan-

titative differences, b) the inheritance of apparently blended characters, c) the apparent modification of a unit-character by means of selection, or d) the origin of an apparent recessive mutant. For each of these propositions there are certain simple corollaries whose demonstration will give a better basis than is now available for judging of the probable correctness of this method of interpretation. It may be useful to point out several of these corollaries as constituting hopeful points of attack. No attempt is made to be exhaustive and other criteria will readily present themselves.

a) For continuous characters, if the hypothesis be true, it should be demonstrable that the F_2 is not only more variable than the P_1 and F_1, as is now well established in a large number of cases, but also that it does actually include the two parental conditions in respect to the particular quantitative character under consideration, when sufficiently large numbers are grown. This must be shown to be a general rule, for occasional instances of this sort can come about by the same fortuitous circumstances that produce striking transgressive variations in other special cases. In F_3 there should be not only a range of variation-coefficients extending from the value of the P_1 and F_1 coefficients to the F_2 coefficients; it ought to be demonstrated also that the individuals taken from the extreme classes of the F_2 and later generations yield progenies which tend to have lower variation coefficients and less variation among the coefficients themselves, than individuals taken from the middle classes of the same generation. Extensive comparisons between progenies from extreme minus-variants and extreme plus-variants of any given generation should give evidence as to the extent to which heterosis is distorting the effects of the hypothetical size-determining genes.

b) According to hypothesis, blended characters are only a special case of a), in which the number of determiners is supposed to be large compared with the number of offspring available. If the small number of available offspring is due to limitations in the breeding capacities of the individual organism, as is the case in all higher animals, the demonstration will be rendered the more difficult. Indeed, it may be that with such material it will be possible to show only that, as far as they go, the empirical results are in harmony with those in other cases which are capable of more complete analysis.

c) For apparently modifiable unit-characters, the crucial test of the hypothesis should be the reversibility of the process. If selection is a "creative force", the selection to one extreme should raise no barrier to the attainment of the opposite extreme without the introduction of

new genotypic elements by out-crossing. If, on the other hand, the observed progress in the intensification or elimination of any unit-character under selection, be due to segregation of plural Mendelian determiners, it should be impossible by a reversal of selection, without out-crossing, to completely reach the one extreme after having attained a definite advance in the direction of the opposite extreme. The degree to which such a reversal may prove effective in any case will certainly be illuminating.

d) To make it probable that a supposed recessive mutant has resulted from the complete lack of homology of all duplicate Mendelian determiners for the dominant parental character in the one parent, with any of the duplicate genes of the same character in the other parent, it is only necessary to self-fertilize a sufficiently large number of individuals of the dominant type among the progeny in which the new form appeared, and so to demonstrate that some of them yield monohybrid ratios, some dihybrid ratios, and so on. If the immediate progeny in which the recessive mutant (?) made its appearance is not available for such a test, it may be necessary or advisable to cross with one another, a large number of individuals belonging to the stock in which the new form made its appearance. If the hypothesis has any considerable degree of probability, some combination should be found by this process, in which the mutant (?) form is repeated. Then this progeny in which the new mutant occurs, should be analyzed by an adequate number of self-fertilizations among the dominant individuals, as already indicated. The crossing of the new type extensively with individuals of the parent-type, — the latter being taken from as many independent sources as possible, — might discover a duplication of Mendelian determiners, but failure to find them by this process would not absolutely disprove the hypothesis, because no two duplicate determiners might happen to occur together in any single individual, in which case all crosses with the recessive type would give monohybrid ratios.

It is thus seen that the discovery of duplicate determiners, not only because of their own direct implications, but also by calling attention to the widespread existence of plural determiners, has tapped a rich mine of new and important genetic problems. The discovery that a given characteristic is probably determined by plural genes should be the *beginning* and not the *end* of investigations dealing with this characteristic. The chief value of the hypothesis at present must be determined by the extent to which it is made a *working* hypothesis.

Summary.

The triangular form of capsule, characteristic of *Bursa bursa-pastoris*, is produced by either of two independently inheritable Mendelian determiners, *C* and *D*. When both of these are absent *B. Heegeri* appears, having a small top-shaped capsule. The following facts have been demonstrated in support of this conclusion:

1. All individuals of the F_1 families formed by crossing certain American biotypes of *B. bursa-pastoris* with *B. Heegeri*, have triangular capsules.

2. In all F_2 families there is an approximation to the ratio 15 : 1 between plants having triangular capsules and those having top-shaped capsules.

3. When F_2 plants having triangular capsules are self-fertilized, three kinds of families are produced: namely, a) those in which all of the individuals have triangular capsules; b) those in which the individuals having the two kinds of capsules, *bursa-pastoris* and *Heegeri*, occur in the ratio 15 : 1; and c) those in which the two kinds of plants appear in the ratio 3 : 1.

4. In the F_4 the results differ according to the type of F_3 family to which the parents belonged: a) The members of those F_3 families which contained only plants with triangular capsules, when self-fertilized, produce only triangular capsules again, i. e., they breed true to the *B. bursa-pastoris* character; b) when the parents are triangular-capsuled plants from an F_3 family in which a 15 : 1 ratio occurred, the F_4 families fall into the same three groups as the F_3 families described above under 3.: c) from the dominant individuals of an F_3 family in which a 3 : 1 ratio occurred only two kinds of F_4 families arise, namely, (i) with triangular capsules only, (ii) with the two kinds of capsules in the ratio 3 : 1.

5. Extracted dominants in the F_2 and later generations have not all the same genotype as the original *bursa-pastoris* individuals used in the crosses, though indistinguishable from them by inspection. A cross between one of these extracted dominants and *Heegeri* has yielded several F_2 families all of which gave a ratio 3 : 1 instead of 15 : 1 as found in the original F_2 families.

The deviations from the expected ratios were not as great as those in the families reported in previous papers, and about as many families have shown an excess of *Heegeri* as of *bursa-pastoris*, probably due to the development of a more successful technique in handling the cultures.

This indicates that the deficiency in the *Heegeri* individuals, previously reported, was probably due, in large part at least, to selective elimination.

In one family there was an equal deficiency in the proportion of recessives and of homozygous dominants, so that the ratio DD : DR : RR was about 1 : 4 : 1 instead of 1 : 2 : 1. Several possible interpretations of this result are considered: namely, a) that it is a purely chance result; b) that a selective fertilization has favored the union of unlike gametes; c) that selective elimination has affected positive and negative homozygotes equally because they lack the vigor produced by heterozygosis; and d) that some form of gametic coupling occurs between the two genes *C* and *D*. Of these hypotheses a) and d) appear most promising.

The discovery by NILSSON-EHLE and EAST that the same character may be produced by any one of several independently inheritable determiners, marks an important advance in genetic progress because it has led to a well grounded Mendelian interpretation of inheritable quantitative differences. Determiners which independently produce such equivalent results, I have called "duplicate" genes.

A sharp distinction must be maintained between "*duplicate*" determiners and "*plural*" determiners, the latter including all determiners, of whatever nature, which produce a given characteristic or which modify it in any way that does not destroy its identity. Inheritable quantitative characters are probably the product of *plural* determiners, but not to any considerable extent of *duplicate* determiners, and the development of an adequate Mendelian interpretation of the inheritance of such characteristics need not have awaited the discovery of duplicate determiners.

For only four characters is the evidence of duplicate genes to be deemed adequate: namely, for the presence of a ligula in oats, red pericarp-color in wheat, yellow endosperm-color in maize, and the triangular capsule-form in Bursa. For many other characters the existence of *plural* determiners has been rendered probable, but there are weaknesses in the evidence, and apparently fallacious inferences have been drawn in a number of cases, owing to the failure to distinguish between plural and duplicate determiners.

For many characters the only evidence of plural Mendelian size-determiners is an increased variability in F_1 as compared with the P_1 and F_1 generations. It is here shown: a) that the stimulating effect of hybridity, for which the name "heterosis" is adopted, produces increased variability in quantitative characters in the F_2 and a pseudo-segregation in F_3, independently of the existence of specific determiners for size: b) that the demonstration of an increased variability in F_2 does not by

itself prove that several genes of similar nature are involved, that dominance is lacking, or that all inheritable quantitative differences between the parents of the particular cross are Mendelian; and c) that unequal treatment of the several generations may produce a purely factitious increase in the range and coefficients of variability of the F_2.

Attempts to determine how many plural determiners for any quantitative character are involved in a particular cross are as yet premature. Such attempts are based on the unproven hypothesis that the range of variability in F_2 equals the combined ranges of the P_1 and F_1 generations and the unwarranted assumption that the different plural determiners are essentially equal in effect.

Qualitative and quantitative inequality of plural determiners give a simple explanation of CASTLE's results with hooded rats, and EMERSON's recessive dwarf maize-segregates, without resort to coupling of the genes.

Low coefficients of correlation do not indicate a high degree of genotypic independence of characters, nor does a high correlation indicate gametic coupling. Such differences in the degree of correlation are produced by so many different causes that genetic inferences from them should be most carefully guarded.

The duplication of determiners for the ligula of oats is probably a primitive condition, and that for the triangular capsule of Bursa a derivative condition.

If the genes are functions of the chromosomes, the simple exchange of relative positions by two chromosomes would give rise at the same time to the duplication of the determiner for the triangular capsule in *B. bursa-pastoris* and the origin of the recessive mutant, *B. Heegeri*, without a progressive mutation on the one hand, or the loss of a determiner on the other hand. A longitudinal transfer of the capsule-determiner from one chromosome to another adjacent chromosome would have a like result.

The occurrence of recessive mutants is apparently much more frequent than the duplication of determiners; consequently, no considerable portion of such mutations can have originated by the method here made probable for *B. Heegeri*. The author can not agree with those who would explain the Oenothera mutants as due to the segregation of duplicate or plural Mendelian determiners.

For the present the hypothesis that plural Mendelian genes adequately account for the inheritance of complex quantitative and physiological characters is valuable only to the extent that it is made a *working* hypothesis.

Literature cited.

Balls, W. L., 1911: The inheritance of measurable characters in hybrids between reputed species of cotton. Compt. rend. IVe Conf. Internat. de Génétique, Paris, pp. 429—440.

Castle, W. E., 1912: The inconstancy of unit-characters. Amer. Nat. **46**: 352—362.

Cuénot, L., 1907: Recherches sur l'hybridation. Proc. 7th. Internat. Cong. Zool. 1907, pp. 99—110. Boston, 1912.

Davenport, G. C., and C. B., 1910: Heredity of skin-pigmentation in man. Amer. Nat. **44**: 641—672, 705—728.

— — 1913: Heredity of skin color in Negro-white crosses. Carnegie Institution of Washington, Publ. No. 188, pp. 106.

East, E. M., 1909: The distinction between development and heredity in inbreeding. Amer. Nat. **43**: 173—181.

— 1910: A Mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. Amer. Nat. **44**: 65—82.

— 1911: The genotype hypothesis and hybridization. Amer. Nat. **45**: 160—174.

1912: The Mendelian notation as a description of physiological facts. Amer. Nat. **46**: 633—655.

East, E. M., and Hayes, H. K., 1911: Inheritance in maize. Conn. Agr. Exp. Sta. Bull. 167, pp. 142.

— — 1912: Heterozygosis in evolution and in plant breeding. U. S. Bureau of Plant Ind. Bull. 243, pp. 58.

Emerson, R. A., 1910: The inheritance of sizes and shapes in plants. Amer. Nat. **44**: 739—746.

— 1911: Genetic correlation and spurious allelomorphism in maize. Ann. Rep. Nebraska Agr. Exp. Sta. **24**: 59—90.

1912: The inheritance of the ligule and auricles of corn leaves. Ann. Rep. Nebraska Agr. Exp. Sta. **25**: 81—88.

Emerson, R. A., and East, E. M., 1913: The inheritance of quantitative characters in maize. Agr. Exp. Sta. of Nebraska, Research Bull. 2, pp. 120.

Goodspeed, T. H., 1912: Quantitative studies of inheritance in Nicotiana hybrids. Univ. of Calif. Pub., Botany **5**: 87—168.

— 1913: Quantitative studies of inheritance in Nicotiana hybrids II. Univ. of Calif. Pub., Botany **5**: 169—188.

Hagedoorn, A. L., and Mrs. A. C., 1914: Studies on variation and selection. Zeitschr. f. ind. Abstamm.- u. Vererb. **11**: 145—183.

Hayes, H. K., 1912: Correlation and inheritance in *Nicotiana Tabacum*. Conn. Agr. Exp. Sta. Bull. 171, pp. 45.

Hayes, H. K., East, E. M., and Beinhart, E. G., 1913: Tabacco breeding in Connecticut. Conn. Agr. Exp. Sta. Bull. 176, pp. 68.

Johannsen, W., 1906: Does hybridization increase fluctuating variability? Rep. 3rd. Conf. Genetics. London, pp. 98—112.

— 1913: Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Auflage, pp. XI + 723. (See p. 560 et seq.)

Kajanus, B., 1912a: Genetische Studien an Beta. Zeitschr. f. ind. Abstamm.- u. Vererb. **6**: 137—179.

— 1912b: Genetische Studien an Brassica. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb. **6**: 217—237.

Kajanus, B., 1913: Über die Vererbungsweise gewisser Merkmale der Beta- und Brassica-Rüben. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung **1**: 125—186, 419—463.

Keeble, F., and Pellew, Miss C., 1910: The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas *(Pisum sativum)*. Jour. Genetics **1**: 47—56.

Lang, A., 1910: Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Zeitschr. f. ind. Abstamm.- u. Vererb. **4**: 1—23.

— 1911: Fortgesetzte Vererbungsstudien. Zeitschr. f. ind. Abstamm.- u. Vererb. **5**: 97—138. See II. Die Hautfarbe der Mulatten und die Hypothese der Polymerie. pp. 111—127.

Nilsson-Ehle, H., 1908: Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. Botaniska Notiser, pp. 257—294.

— 1909: Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lunds Universitets Årsskrift, N. F. Afd. 2, Bd. 5, Nr. 2, pp. 122.

— 1911a: Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen II. Lunds Universitets Årsskrift, N. F. Afd. 2, Bd. 7, Nr. 6, pp. 83.

— 1911b: Mendélisme et Acclimatation. Compt. rend. IVe., Conf. Intern. de Génétique, Paris. pp. 136—157.

Pearl, R., 1912: The Mendelian inheritance of fecundity in the domestic fowl. Amer. Nat. **46**: 697—711.

Phillips, J. C., 1912: Size inheritance in ducks. Jour. Exp. Zool. **12**: 369—380.

Plate, L., 1913: Vererbungslehre. Mit besonderer Berücksichtigung der Menschen, für Studierende, Ärzte und Züchter. pp. 519, Leipzig. See p. 155.

Shull, A. F., 1912: The influence of inbreeding on vigor in *Hydatina senta*. Biol. Bull. **24**: 1—13.

Shull, G. H., 1907: Results of crossing *Bursa bursa-pastoris* and *Bursa Heegeri*. Proc. 7th Internat. Cong. Zool. 1907, Boston 1912. Advance reprint in 1910, 6 pp.

— 1908: The composition of a field of maize. Ann. Rep. Amer. Breeders' Association, **4**: 296—301.

— 1909a: A pure-line method in corn-breeding. Ann. Rep. Amer. Breeders' Association, **5**: 51—59.

— 1909b: *Bursa bursa-pastoris* and *Bursa Heegeri*: biotypes and hybrids. Carnegie Institution of Washington. Publ. No. 112, pp. 57.

— 1910: Hybridization methods in corn breeding. Amer. Breeders' Mag. **1**: 98—107.

— 1911a: The genotypes of maize. Amer. Nat. **45**: 234—252.

— 1911b: Defective inheritance-ratios in Bursa hybrids. Verh. d. naturf. Verein. Brünn, **49**: 157—168.

von Tschermak, E., 1911: Über die Vererbung der Blütezeit bei Erbsen. Verh. d. naturf. Verein. Brünn, **49**: 169—191.

— 1912: Bastardierungsversuche an Levkojen, Erbsen und Bohnen, mit Rücksicht auf die Faktorenlehre. Zeitschr. f. ind. Abstamm.- u. Vererb. **6**: 81—234.

Tammes, T., 1911: Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Recueil d. Trav. bot. Néerlandais **8**: 201—288.

— 1913: Einige Korrelationserscheinungen bei Bastarden. Recueil d. Trav. bot. Néerlandais **10**: 69—84.

Walter, H. E., 1913: Genetics. An introduction to the study of heredity. pp. 272 New York, Macmillan Co. See pp. 183—196.

Kleinere Mitteilungen.

Meine Anschauungen über die Entwickelung des Deszendenzgedankens seit Darwin und den jetzigen Standpunkt der Frage, eine Entgegnung zu der daran von Prof. Dr. E. Lehmann geübten Kritik.

Von **J. P. Lotsy**, Haarlem, Holland.

(Eingegangen am 27. Dezember 1913.)

Gegenkritik steht nicht in gutem Ruf, weil sie zu leicht ins Persönliche verfällt. Daran ist aber meistens der Kritiker Schuld. Kann dieser sich aber in seiner Kritik von Persönlichkeiten ganz frei halten und der Autor, der die Gegenkritik schreibt, ebenfalls, so entsteht eine Diskussion, die gerade in so schwieriger Frage, wie obenstehende, m. E. zur Klärung derselben bedeutend beitragen kann. Ich hatte deswegen meinen Fachgenossen dringend gebeten, mir ihre Kritik nicht vorzuenthalten und ich danke denn auch Herrn Prof. Lehmann[1]) nicht nur für die Willfahrung dieser Bitte, sondern auch für die durchaus sachliche Weise, in welcher er sie gehalten hat, wodurch eben diese angenehme, und wie ich hoffe, nützliche Diskussion stattfinden kann. Erstens muß ich betonen, daß ich durch Lehmanns Kritik eine bessere Einsicht in die Auffassungen Tourneforts gewonnen habe und zugeben muß, daß ich diese nicht richtig wiedergegeben habe als ich[2]), dessen Genera, der Kürze halber, als Tournefortsche Arten bezeichnete und sagte, daß Tournefort seine Arten für unwesentlich hielt. Zur Stütze oder, wenn man will, zur Entschuldigung meiner Auffassung in dieser Hinsicht konnte ich manches beibringen; das hat aber weiter keinen Zweck, da ich die Berechtigung der Lehmannschen Kritik in dieser Hinsicht unumwunden zugebe. Sie berührt aber nicht den Kern meines Aufsatzes, sondern beraubt diesen nur, so zu sagen, einer nebensächlichen Zierde.

[1]) Lehmann, E. Lotsys Anschauungen über die Entwicklung des Deszendenzgedankens seit Darwin und den jetzigen Standpunkt der Frage. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. XI, Heft 1 und 2, 1913, S. 105—117.

[2]) Lotsy, J. P. Fortschritte unserer Anschauungen über Deszendenz seit Darwin und der jetzige Standpunkt der Frage. Progresseus rei botanicae **4**, 1913, S. 361—388.

Der Kern meiner Anschauungen kann ganz kurz in folgenden Worten zusammengefaßt werden:

1. Der Name Art ist, wie bisher, zu verwenden für dasjenige, was man als die wirklichen Einheiten der lebenden Natur betrachtet.
2. Es gibt keine erbliche Variabilität; die Arten sind konstant. Infolgedessen kann keine Evolutionstheorie, welche sich auf erbliche Variabilität, in welcher Form es auch sei, stützt, richtig sein. Sowohl Lamarcks, wie Darwins, wie de Vries' Theorie sind demnach, abgesehen vielleicht von Verlustmutationen, unzulässig.
3. Trotzdem ist Evolution recht gut möglich und sie findet in der Tat statt und zwar durch Kreuzung bereits vorhandener Arten.

Als Stütze für meine Auffassung, daß man immer die jemals vermeintlichen Einheiten der lebenden Natur Arten genannt hat, betonte ich, daß sowohl Linnaeus, wie Jordan ihre Arten für die von der Gottheit geschaffenen Einheiten hielten. Lehmann zeigt nun, daß Tournefort in seiner Auffassung Linné viel näher steht, wie ich glaubte, so daß, wie aus folgendem, von Lehmann zitierten Satz Tourneforts hervorgeht, ich auch Tournefort zu denen zählen darf, welche die Einheiten der lebenden Natur mit dem Namen Art belegten.

„J'espère que l'on connôitra dans la suite, que l'auteur de la nature, qui nous a laissé la libertè de donner les noms qu'ils nous plairoît aux genres des plantes, a imprimé un caractère commun à chacune de leurs espèces, qui doit nous servir de guide pour les ranger à leur place naturelle".

Lehmann befindet sich denn auch mit mir in voller Übereinstimmung, wenn er, abgesehen von Vorläufern Darwins sagt:

„Bis zu Darwins Auftreten hatte der Artbegriff eine historische Bedeutung, seine festumschriebene Gültigkeit, eben die gottgeschaffene Einheit".

Nun will aber Lehmann mir nicht folgen, wenn ich auch für die Zukunft die Einheiten des Systems als Art bezeichnen will, und diese, wie ich getan, definieren will.

Nein, meint er, wir haben seit Darwin einen anderen Artbegriff gebildet, nach unserer Auffassung ist die Art „eine durch verwandtschaftliche Bande zusammengehaltene Gruppe erblich konstanter Formen".

Aber gerade diese Anwendung des Begriffes „Art" will ich bestreiten. Erstens kann sie den Anschein erwecken, als hätte schon Darwin dieser Auffassung gehuldigt, wozu folgende Äußerung Lehmanns beitragen könnte:

„Mit Darwins Auftreten aber wurde die Art zu etwas Fließendem, sich Veränderndem, zu etwas, was für das Denken eine künstliche Begrenzung verlangte".

Das ist richtig und doch nicht richtig. Darwin ist entschieden von dem Linnéschen Artbegriff ausgegangen und hat versucht den Nachweis zu bringen, daß die eine Art sich aus der andern zu bilden vermag. Das konnte sie, seiner Meinung nach, dadurch, daß sie als Nachkommen abweichende Formen, Varietäten zu bilden vermochte, welche in der Bildung

begriffene neue Arten oder wie er sie nannte Artanfänge waren. Da dies, seiner Meinung nach, ganz langsam geschah, gab es fortwährend zwischen je zwei Arten Übergangsformen und hielt es deswegen schwer die Arten zu begrenzen. Dadurch wurde aber die Realität des Artbegriffes, wie Linnaeus es aufgestellt hatte, nicht berührt, nur dessen Beständigkeit. Daß Darwin sicher die Art für etwas Reelles hielt, geht doch klar aus seiner Unterscheidung zwischen echten Arten und Artanfängen (Varietäten) hervor. Nicht an der wirklichen Existenz der Arten zweifelte Darwin, sondern an deren Beständigkeit. Deren wirkliche Existenz war für ihn so zu sagen ein Axioma: „Every naturalist knows vaguely what he means when he speaks of a species".

Den Begriff aber aus der durch zahllose Artanfänge verbundenen Artenkette zu definieren, war eine so schwierige Aufgabe, daß er sich daran nicht wagte. Für Darwin wurde aber die Art selbst nicht zu etwas Fließenden, sondern man kann nur in dem Sinne von Verfließen der Grenzen zwischen zwei Arten reden, daß die zahlreichen zwischenliegenden Artanfänge das Bestimmen der Grenze zwischen zwei Arten überaus schwierig machen.

So fällt es dem Geologen oft schwer die Grenze zwischen zwei durch Kontaktmetamorphose veränderten Gesteinsarten zu bestimmen, ohne daß er dadurch an der Reellität dieser Gesteinsarten selber zweifelt.

Jetzt wissen wir, daß diese Schwierigkeit der Feststellung der Grenze zwischen zwei Arten zum größten Teil dadurch verursacht wird, daß die Linnésche Art, wie Darwin sie übernahm, eben keine Einheit ist, so daß die von Darwin beobachtete Variabilität zum größten Teil (meiner Anschauung nach, von Modifikationen abgesehen, ganz) bloß dadurch vorgetäuscht wird, daß es innerhalb der Linnéschen Art eine große Anzahl wohl unterscheidbarer kleinerer Einheiten und deren Hybriden gibt.

Sollen wir nun trotzdem fortfahren solche kleinere Einheiten zu einem „Bouquet" zu vereinigen und dieses Bouquet Art bleiben nennen?

Das befürwortet offenbar Lehmann; denn er sagt, daß nach unserer Auffassung die Art „eine durch verwandtschaftliche Bande zusammengehaltene Gruppe erblich konstanter Formen" ist.

Vielleicht konnte man auch so eine Art definieren, aber soll man es? Meines Erachtens entschieden nicht. Diese Auffassung eben möchte ich energisch bestreiten, da sie aus reiner Bequemlichkeit auf die feinere Unterscheidung Verzicht leistet.

Ich bin absolut überzeugt, daß Bessey (von Lehmann in die Diskussion gezogen) Unrecht hat in der Zersplitterung der „Art" eine Gefahr für die Systematik zu sehen, und stimme vollkommen Bateson bei, wo[1]) er sagt: „Between Jordan with his 200 odd species of Eriophila and Grenier and Godron with one, there is no hesitation possible. Jordan's view as

[1]) Bateson, W. Problem of Genetics. New Haven 1913, S. 250.

he again and again declares with vehemence is at least a view of natural facts, whereas the collective species is a mere abstraction, convenient indeed for librarians and beginners, but an insiduous misrepresentation of natural truth, perhaps more than any other the source of plausible fallacies regarding evolution that have so long obstructed progress".

Meiner Anschauung nach wäre es demnach am besten, wenn die Systematik ganz absieht vom Zusammenfassen der wirklichen Arten zu solchen Kollektivarten — bouquets. Meint man das aber nicht entbehren zu können, so soll man auf jeden Fall vermeiden ein solches Bouquet eine Art zu nennen, sondern auf es den neutralen Namen Artgruppe anwenden. Und damit ist auch die von Lehmann gestellte Frage beantwortet, als was wollte Lotsy Phaseolus vulgaris bezeichen? Einfach als eine Artgruppe. Mehrere solcher Artgruppen kann man dann meinetwegen zu Gattungen, mehrere Gattungen zu Familien usw. vereinigen, wenn man nur nicht aus dem Auge verliert, daß das alles Bequemlichkeitsmaßregeln sind.

Den Begriff Art soll man m. E. auch künftighin auf die wirklichen Einheiten des Systems anwenden; nur so gelangen wir, in der historischen Linie bleibend, zu einer Klärung dieses Begriffes.

Daß, wie Lehmann meint, bei dieser Bezeichnung der von mir hervorgehobene Konstanzbegriff der Art durchaus relativ bleiben würde, weil jede beliebige Kreuzung dieser Art ein Ende machen könnte, kann ich nicht zugeben.

Wir nennen eine jede chemische Verbindung konstant, wenn sie sich nicht ändert, so lange sie nicht mit einer anderen Substanz in Verbindung tritt. Sobald sie dies tut, wird ihrer Existenz ein Ende gemacht. Sollten wir nun eine Art, die sich, solange Kreuzung nicht stattfindet, nicht ändert, nicht konstant nennen dürfen, bloß weil sie durch Einführung eines oder mehrerer fremden Genen nach Kreuzung sich ändert?

Nun will auch Lehmann nicht den Begriff der Kollektivart in die experimentelle Wissenschaft einführen, sondern ihn nur für die Systematik beibehalten. In die experimentelle Wissenschaft will er aber auch meinen Artbegriff nicht einführen, weil wir ihn, seiner Meinung nach, für die experimentelle exakte Erblichkeitslehre nicht brauchen. Dem mag sein wie es wolle, für Evolutionstheorien brauchen wir ihn m. E. entschieden und soll wieder und wieder betont werden, daß der Artbegriff zwar stets in der Hinsicht derselbe geblieben ist, daß man damit bezweckte dasjenige anzudeuten, das man z. Zt. für die systematische Einheit hielt, daß er aber eben dadurch, daß wir stets kleinere Einheiten zu unterscheiden gelernt haben, fortwährend gewechselt hat. Eine Definition des Artbegriffes zu geben ist aber erst möglich geworden durch die neueren Ergebnisse der Erblichkeitslehre. Diese Definition zu geben, habe ich versucht und ich glaube noch jetzt damit zur Klärung des Deszendenzgedankens beigetragen zu haben.

Ob es, wie Lehmann sagt, Zweck hatte, schon jetzt wie ich tat, zu verallgemeinern? Ich glaube ja. Gezeigt mußte, meiner Ansicht nach,

werden, daß die Auffassung, daß es keine erbliche Variabilität in irgend welcher Form gibt, und daß trotzdem durch Kreuzung Evolution stattfinden kann, sich mit guten Gründen verteidigen läßt, und zwar mußte dies, gerade um Diskussion zu veranlassen, m. E. in möglichst angreifbarer Form geschehen.

Daß Lehmann trotzdem diesen Kern meiner Anschauungen nicht angegriffen hat, sondern daß wir, wie es mir vorkommt, im Grunde mehr einig sind, wie es auf den ersten Blick scheint, kann mir natürlich nur angenehm sein. Ich wiederhole aber meine Bitte um weitere Kritik, denn mir liegt durchaus nichts daran meine Anschauung zur Geltung zu bringen, sondern ich möchte nur versuchen, der Wahrheit im großen Problem der Evolution so nahe zu kommen, wie es unsere jetzigen Kenntnisse erlauben. Auch darin glaube ich mich mit Lehmann auf demselben Wege.

Bemerkungen zu der vorstehenden Entgegnung Lotsys.

Von **Ernst Lehmann.**

(Eingegangen am 12. März 1914.)

Zu Lotsys Gegenkritik möchte ich nur einige wenige Bemerkungen hinzufügen. Der Kernpunkt der ganzen Meinungsverschiedenheit besteht, soviel ich sehe, jetzt vor allem in folgendem: Wir sind uns beide darüber einig: Die Linnéschen Arten sind nicht die letzten Einheiten des Systems. Lotsy plädiert nun aber dafür, daß der Name Art, wie das bisher gewesen sei, für dasjenige zu verwenden ist, was man als die wirklichen Einheiten der lebenden Natur betrachtet. Was sind nun aber diese letzten Einheiten der belebten Natur? Lotsy meint: die reinen Linien[1]). Eine reine Linie, wie wir sie heute kennen, ist aber keine Einheit. Eine reine Linie im Johannsenschen Sinne ist eben nur eine reine Linie in bezug auf die Samengröße oder eine oder mehrere andere Eigenschaften. In einer solchen reinen Linie können aber rezessiv, oder kryptomer oder wie man das sonst nennen will, eine Unmenge verschiedener Charaktere vorhanden sein.

Nehmen wir ein konkretes Beispiel, eine weißblühende Linaria maroccana. Ich habe ein weißblühendes Individuum. Ich erziehe dessen Nachkommenschaft. Es ist eine weißblütige reine Linie. Sie bleibt dauernd weiß.

[1]) Wie mir Lotsy nach Einsendung eines Abzugs meines Manuskriptes unterdessen brieflich freundlichst mitteilte, ist er jetzt auch nicht mehr der Ansicht, daß die reinen Linien die Einheiten der Natur darstellen. Er habe darauf schon am 19. Februar 1914 in einem Vortrag vor der Linnean Society in London hingewiesen. Er betrachtet jetzt die Gesamtheit aller homozygotischen Individuen gleicher genetischer Konstitution als die letzten Einheiten der Natur. — Ich bin auf diese wichtigen Fragen noch einmal kurz im Zusammenhang eingegangen. Die Abhandlung wird in Bälde im biologischen Centralblatt erscheinen.

Deshalb aber braucht diese Nachkommenschaft doch nicht im mindesten eine Einheit zu sein. Das weiße Ausgangsindividuum konnte ja eine Heterozygote mit saurem und alkalischem Zellsaft sein, vergl. Correns, Vererbungsgesetze 1912, S. 58. Da aber das Gen für Farbstoff nicht vorhanden ist, so hätten wir, wenn wir nicht wie in diesem Falle die Möglichkeit der Bastardierung besäßen, keine Ahnung von dem heterozygotischen Charakter. Aber mit dieser Erkenntnis ist doch die Einheit der reinen Linie durchaus vernichtet. Denn zweifellos kommen unendlich viele solcher Fälle vor. Da wir Bastardanalysen ja bekanntlich nur dann ausführen können, wenn entsprechende Erbanlagen in den beiden zu bastardierenden Sippen vorhanden sind, so werden wir wohl über ungeheuer viele Gene durchaus nicht unterrichtet sein. Und das kann bei der Bohne der Fall sein oder bei Linaria. Wo ist aber dann die praktisch auffindbare reine Linie einer Maus, sei es in Kultur oder Natur?

Wollen wir den Ausdruck Art auf eine Einheit der Natur beziehen, dann müssen wir ihn zum mindesten auf das Individuum, am besten auf das Gen beziehen. Ich glaube aber nicht, daß irgend jemand bei einer solchen Übertragung jemals Gefolgschaft finden würde.

Es bleibt uns hiernach m. E., da wir derzeit keine passende Einheit der organisierten Natur, die wir Art nennen könnten, haben, nur übrig, den Ausdruck Art entweder fallen zu lassen, oder aber ihn in dem so lange überlieferten, früher in naiver Anschauung als real betrachteten, heute als abstrahiert erkannten Sinne zu verwenden. Lotsy glaubt diese Auffassung als Bequemlichkeit betrachten zu sollen, wodurch auf feinere Unterscheidung Verzicht geleistet wird. Mit demselben Rechte ist es aber dann eine Bequemlichkeit, Arten zu Gattungen und Familien zusammenzufassen. Wenn wir uns nur mit Bateson alle darüber klar sind, daß the collective species is a mere abstraction, dann wird die Art keinen Schaden mehr anrichten, sondern sehr nützlich sein. Viel mehr Schaden würde es meiner Meinung nach herbeiführen, wenn wir durch die Überführung des Ausdrucks Art auf eine reine Linie den Gedanken erwecken wollten, eine reine Linie sei eine Einheit der belebten Natur! Wir können uns eine solche theoretisch vorstellen, aber wo ist sie in der Natur? Eine chemische Verbindung ist allerdings eine Einheit in gewissem Sinne. Wir werden aber eine chemische Verbindung niemals auch nur im mindesten mit einer Art oder auch nur mit einer reinen Linie vergleichen können, sondern in allen Fällen nur — sehr cum grano salis — mit einem Individuum. Das zeigt obige Überlegung über den Begriff der reinen Linie m. E. genug. In einer chemischen Verbindung sind eben immer nur bestimmte Elemente und Radikale, in einer reinen Linie aber können die Elemente, hier die einzelnen Individuen, genotypisch ganz verschieden sein.

Die Systematik könnte aber ohne solche Abstraktionen, wie unsere heutigen Arten — seien sie nun weiter — wie die Linnéschen — enger wie die Jordanschen Arten — oder noch enger wie die reinen Linien ge-

faßt, einfach nicht existieren. Unsere Arten sind sicher nicht, wie man dem angeführten Satze Batesons nach meinen sollte, nur praktisch für Anfänger oder Bücherschreiber. Ich möchte einmal sehen, was einer unserer heutigen Botaniker ohne die Arten machen wollte! Er würde dem Pflanzenreich kindlich ohnmächtig gegenüberstehen. Wir haben uns durch generationenlange Arbeit die Arten herausgearbeitet. Wer wollte sie nun wirklich wieder fallen lassen? Natürlich soll damit nicht im mindesten gesagt sein, daß sich der Systematiker mit Kleinarten nicht beschäftigen solle. Ihre geographische Verbreitung beispielsweise ist sicher eine lohnende Arbeit für die Zukunft.

Wenn wir aber den Begriff der Art brauchen, wollen wir dann den von Lotsy vergeschlagenen Ausdruck Artgruppe benutzen oder an dem alten Namen Art festhalten? Wir haben nach meiner Darlegung heute keine Verwendung für das Wort Art in dem von Lotsy angenommenen alten Sinne, dasjenige anzudeuten, was man zurzeit für die systematische Einheit hält. Also behalten wir ihn für das bei, wofür wir ihn in praxi immer benutzten, eben für eine Gruppe verwandter Sippen. Dabei handelt es sich aber heute nicht mehr nur wie zu Tourneforts Zeiten um das Sammeln des Ähnlichen zum Bukett. Für uns auf dem Boden der Entwicklungslehre Stehende ist die Art heute ein Verwandtschaftsbegriff, in vielen Fällen sogar ein sehr scharf und fest umgrenzter, wie das auch Lotsy ausdrücklich hervorhebt. Vor allen Gefahren aber wird uns im direkten Gegensatz zu Lotsy das klare Bewußtsein schützen: der Artbegriff ist nichts Reales, er bezieht sich auf keine Einheit der belebten Natur, denn wir kennen, abgesehen vom Individuum und den Genen — über die wir aber auch nichts Bestimmtes wissen —, keine wirkliche solche Einheit. Der Artbegriff ist und bleibt eine Abstraktion! Unter dem Schutze dieser sicheren Erkenntnis wollen wir weiter an der Erforschung der Elemente dieser Arten arbeiten.

Referate.

Morgan, T. H. Factors and unit characters in Mendelian heredity. Amer. Nat. **47** 1913. S. 5—16.

Castle, W. E. Simplification of Mendelian formulae. Amer. Nat. **47** 1913. S. 170—182.

Morgan, T. H. Simplicity versus adequacy in Mendelian formulae. Amer. Nat. **47** 1913. S. 372—374.

Emerson, R. A. Simplified Mendelian formulae. Amer. Nat. **47** 1913. S. 307—311.

These papers contain suggestions and criticisms regarding changes in the present system of recording Mendelian formulae. Morgan points out that although genetists have repeatedly repudiated any intention of regarding a unit character as the product of a single unit factor, confusion between the two terms still persists. In Mendel's original work no such trouble existed because Mendel did not meet with a complex case of inheritance. He designated the gametic representatives of segregating characters by capitals and small letters, but his **a** was as much a reality as his **A**. When Bateson found that rose comb and pea comb were both dominant to single comb in fowls, however, the system broke down and caused the elaboration of the presence and absence hypothesis. The letter **p** henceforth meant simply the absence of a germinal unit **P**, and the letter **r** the absence of a germinal unit **R**. The fact that **P** and **R** together brought about the production of the walnut comb was not in the least disturbing.

Morgan finds, however, that even the system of Bateson is confusing when dealing with complexities such as he has found in the eye color of *Drosophila ampelophila*. For example, certain eye colors have been represented as follows:

P V O	red
p **V O**	vermilion
P v **O**	pink
p v **O**	orange

Now the presence and absence hypothesis, he says, implies that something is lost from the original germplasm **PVO** when the vermilion p**VO** arises. „The vermilion color is supposed to be the product of what is left when this something (called **P**) is lost. It is not supposed on this hypothesis that the vermilion factor alone is responsible for the vermilion color, for it is hypothetically only a part of what is left when something (**P**) is lost. Yet it is the identification of the vermilion factor with the vermilion eye-color that the opponents of Mendelism seem anxious to impute to the Mendelians."

In this series the pink eye was assumed to be the result of all that is left when **V** is lost, and not the result of the activity of the factor **P**. On the other hand, the letter **O** was on a different basis from the letters **P** and **V**. It stood for a color and not for a factor that had been lost from the germcells of the wild fly. In representing thus by **O** a color which of course is really formed by the action of other residual factors besides **O**, considerable confusion occurred when the **O** factor was lost and an eosin eye appeared. Furthermore the case was still more complicated when progressive mutations arose.

Morgan's suggestion to overcome the difficulty follows. An abbreviation of the name of the character, as heretofore, stands as its symbol; thus **P** stands for the pink factor and small **p** for its allelomorph. The large letter represents merely the dominant character. The eye color series for Drosophila then becomes:

Red	**P V E**
Vermilion	**P** v **E**
Pink	p **V E**
Vermilion-pink . . .	p v **E**
Eosin	**P V** e
Eosin-vermilion . .	**P** v e
Eosin-pink	p **V** e
Eosin-pink-vermilion .	p v e

Castle agrees with Morgan that simplification of Mendelian formulae is needed, but he says that Morgan's suggestion to allow the absence of a factor to stand for a character,—i.e. the factor **P** being present only in animals that are not pink eyed,—"is confusion worse confounded". Further Castle states that investigators using the presence and absence notation have made the system ridiculous. They start out, he says, as if small **a** stands for nothing, then they make it stand for something. They couple **a** und **b**. He asks, "How can nothing be inseparably bound up with nothing"? All of which shows that Castle uses his factors as realities and not as a notation. Castle's suggestion is to abandon the dual terminology. A small letter is used to designate a variation which is recessive in crosses with the normal, and a capital letter for a variation that is dominant in crosses with the normal.

This would give the following formulae for the Drosophila eye colors.

Red	normal
Vermilion	**v**
Pink	**p**
Pink-vermilion . .	**p v**
Eosin	**e**
Vermilion-eosin . .	**p e**
Pink-eosin	**p e**
Pink-vermilion-eosin	**v p e**

Applying the same scheme to mice, the wild type and the seven mutations in hair color that have occurred would be designated as follows:

1. Wild = gray
2. **a** = albino
3. **b** = black
4. **c** = cinnamon
5. **d** = dilute
6. **p** = pink-eyed
7. **s** = spotted
8. **y** = yellow

In Morgan's second paper he admits the simplicity of Castle's suggestions, but says they are not adequate. His criticism is that without the dual system it is difficult to represent heterozygous forms and practically impossible to show gametic coupling.

Emerson, in a very fair criticism of these three papers, shows that the reforms suggested will not fit other Mendelian work. For example, he says, "Who can point out the normal color of a bean?" Emerson believes, with justice, that no simplified terminology should be adopted unless it will express all of the current Mendelian formulae. Further, he thinks that there is no great difficulty in understandig the present terminology or in teaching it to students. He also emphasizes the fact that in cases where "whites" exist with a number of different gametic formulae, as in the seeds of maize, neither Morgan's nor Castle's scheme is simple or adequate.

The trouble seems to be, as Emerson shows, that though both Morgan and Castle seem to see the difficulty, they both attempt to force a letter to represent a character, rather than a factor in a system of notation that is concerned with other factors in the development of a character.

E. M. East.

Morgan, T. H. Heredity and sex. pp. 282, figs. 121, 1913. New York: Columbia University Press.

The Jesup lectures of the Columbia University, for 1912—13, give a comprehensive view of the results of modern work on the inheritance of sex. The eight lectures are published essentially as delivered, though only a few of the splendid lantern-slides with which they were illustrated could be included, and some of these have suffered considerably in the reproduction. The lectures were addressed to a general biological audience and are intended to give the general student of biology a fair notion of the work which is being done in this special field, rather than to provide a handbook for the specialist. For simplicity and clarity of statement, the work is a model.

The treatment is almost wholly zoological and references to the sex-problems in plants are made only when they have obvious bearing on those of animals. The more or less incidental sex-relations among animals are discussed at some length. The chief disadvantages of this strong zoological orientation are seen in the implication that certain phenomena are fundamental which are, in fact, only incidental; thus in the second chapter, on the mechanism of sex-determination, as in much of the modern zoological literature, undue emphasis is laid upon the significance of the polar bodies. Under ordinary circumstances, the peculiarities of the polar bodies have nothing whatever to do with the mechanism of sex-determination. The naive statement that "the egg *deliberately,* as it were, twice throws away its valuable heritage" places the emphasis on a wholly irrelevant fact. The reduction of chromosomes, which is the *one important* feature in connection with the formation of the polar bodies, takes place in the formation of the sperms, where no chromosomes degenerate, quite as well as in the maturation of eggs; and in the eggs of plants the cells which correspond to the polar bodies of animals, apparently differ in no other way from the *successful* egg-cells, except that they usually occupy a relatively more superficial position. In plants also, they quickly degenerate and disappear, leaving to the single remaining egg the capacity for further development and the production of a new individual, but this process probably relates, in plants as in animals,

only to the advantages of giving to a single offspring the nutritional and spatial relations that would otherwise be divided among several. Another irrelevant feature which is discussed at some length, is the early isolation of the germ-cells. In plants no such early isolation occurs although it is always theoretically possible of course, to trace a direct cell-lineage from one generation of germ-cells to the next.

The third lecture develops the Mendelian principles of heredity in the briefest possible manner and then proceeds to the application of these principles to the determination of sex as illustrated by sex-limited characters. The author attempts to substitute the term "sex-linked" for the older and more generally used term "sex-limited", and applies the latter term to secondary sexual characters, but to the reviewer this does not seem a desirable change. As nearly all cases to which the term "sex-limited" have been applied are of the kind which Morgan calls "sex-linked" it would be a more desirable reform to simply drop the usage of "sex-limited" in referring to secondary sexual characters.

The fourth, fifth and sixth lectures deal mainly with secondary sexual relations; these include secondary sexual characters, sexual selection, the effects of castration and the transplantation of ovaries, gynandromorphism, hermaphroditism and parthenogenesis. About two pages of these chapters are devoted to hermaphroditism in plants. Here the terms "hermaphroditic" and "sporophytic" are used as if they were synonymous, and at another place "sexual" and "hermaphroditic" are used as antonyms, but hermaphrodites are sexual, too, and sporophytes may be either hermaphroditic or dioecious. The classic case of *Bryonia*, in which crosses between a hermaphroditic and a dioecious species led Correns to the first clear statement of the Mendelian interpretation of sex-inheritance which is now generally accepted, was worthy of more than a single short paragraph closed with the statement that it is difficult to bring this case into harmony with other theories of sex-determination. The author's difficulty here seems to be that he limits himself to a single genotypic formulation for the sexes in those cases in which the female is homozygous; he assumes that the female is **FF**, and the heterozygous male **Ff**. The homozygous female could be **FF** or **mm** and the heterozygous male **Ff**, **FM** or **Mm**. With the recognition of these available formulae the results in *Bryonia* may be easily harmonized with other cases of sex-inheritance. The mixture of chromosome-terminology with genotypic formulae tends to confusion. Morgan[1]) has shown plausibly that the sex-determiner is not the X-chromosome but is only a part of it, or associated with it. It is not proper, therefore, to indicate the sex-determiner by **X**, as he has done in these lectures. It would be much better to substitute **F** for this **X**.

Morgan assumes that all Mendelian determiners lie in the chromosomes, but that they need not remain in the same chromosome. As a working hypothesis his adoption of Johannsens' "chiasmatype" to explain the coupling and repulsion of characters and the breaking of correlations between coupled characters, is proving fruitful, in that it is leading to interesting discoveries regarding the relative frequency of such "cross overs", or broken correlations, in different sets of coupled characters. It seems that two sex-limited characters carried by the unpaired chromosome of the male are incapable of

[1]) T. H. Morgan, An attempt to analyze the constitution of the chromosomes on the basis of sex-limited inheritance in *Drosophila*. Jour. Exper. Zool. **11**, 365 bis 411, 1911.

exhibiting the phenomenon of "cross-over", presumably for the reason that there is no homologous chromosome into which the character in question may be transferred, while in the corresponding female in which the sex-chromosomes are paired, such "cross overs" or separations of the coupled characters do occasionally occur.

Various problems and hypotheses relating to fertility and sterility are discussed in chapter VII, and the last chapter takes up certain special cases of sex-inheritance, considering in particular, various modifications of the sex-ratios. The author holds that disturbances in the sex-ratios give no proper basis for the formulation of far-reaching conclusions in regard to sex-determination itself. In the final section sex-inheritance in man is considered and it is shown that both cytological and genetic evidence point to the probability that in man the female is homozygous and the male heterozygous.

In public lectures it is impossible to give a large number of references to the literature, but the author has made up this necessary defect by presenting a bibliography including 475 titles which will be valuable to those who wish to go more deeply into any particular phase of the subject. When bibliographies become so extensive it is not fair to expect that they shall be complete. One important omission noted in the present case is the work of von Winiwarter[1]) whose studies on human cytology are prominently presented in the text, but not included in the bibliography.

G. H. Shull.

Y. Tanaka. A study of Mendelian factors in the Silkworm, Bombyx Mori. Journ. Coll. Agric., Tohoku Imp. University, Sapporo, Japan Vol. V. Pt. IV. 1913. p. 91—113. — Gametic Coupling and Repulsion in Silkworms. Ibid. Vol. V. Pt. V. 1913. p. 115—148.

In the first of these papers the author analyses the Mendelian factor for the larval and cocoon-colours of silkworms. In larval markings he finds factors for striping, zebra-pattern, "moricaud", and normal pattern; the absence of all of these gives plain. The first three are epistatic over normal pattern. The factors tor cocooncolours are yellow, the absence of which gives recessive white, and an inhibiting factor which gives dominant white. In the second paper he gives examples of gametic coupling and repulsion, e. g. if normal white is paired with plain yellow, the gametes produced by the F_1 individual are of two sorts only, all bearing **Ny** or **nY**. He similarly finds 'repulsion between striping and yellowness, and between striping and normal colour, when introduced from different parents. In a case in which a striped yellow was crossed with a normal white, there appeared to be partial coupling (in about the ratio of 7 : 1) between striping and yellowness, but it is noticed that partial repulsion between normal and yellow would bring about the same result; when however the heterozygous striped yellows (**Ss Yy**) were mated among themselves, the result indicated 7 : 1 coupling between **S** and **Y**. In another case in the same stock complete coupling between **S** and **Y** was observed; an individual of constitution **Ss Yy** was mated with **ssyy**, and the offspring were 215 striped yellow, (Ss Yy) 188 normal white (ssyy). In one experiment there were indications of coupling in the ratio of about 7 : 1 between the "moricaud" factor and yellow.

L. Doncaster.

[1]) H. von Winiwarter, Etudes sur la spermatogénèse humaine. Arch. de Biol. **27**. 1912.

W. E. Agar. Transmission of Invironmental effects from parent to offspring in Simocephalus vetulus. Phil. Trans. Royal. Society B. vol. 203. 1913. p. 319—350. (Summary in Proc. Royal Soc. B. vol. 86, 1913. p. 115—116.)

It was found that, when the Daphnid *Simocephalus vetulus* was fed on certain Protophyta (the precise organism which caused the effect was not determined), the valves of the carapace, instead of bending towards each other in the mid-ventral line, became reflexed or bent outwards, so as to diverge widely from each other. Controls (sisters of those under experiment) did not develop reflexed valves. The specimens with reflexed valves were removed to the same conditions as those under which the controls were living a few hours before there first eggs were laid; all their eggs, however, developed into young with reflexed valves. The second and third broods of young, produced under control conditions, still show the effect in diminishing degrees, and the reflexion of the valves still persists to a small extent in the next generation (grand-children of the individuals which originally acquired the character). In the F_3 generation, however, there is a reaction in the opposite direction. Similar results as regards inheritance were obtained in experiments with temperature. Specimens reared at 28·5°—31·5° are smaller (about $^5/_6$ the size) of those reared at 15·5°—18·5°. Their first brood of offspring, born under control conditions, diverge nearly as much as the parents, subsequent broods diverge progressively less; the next (F_2) generation is smaller than the control average, but the F_3 generation noticeably larger. In the case of the reflexed valves, the experiment could be reversed; an adult, normal female, fed with the Protophyta culture, produced a first brood which were normal, subsequent broods with valves more and more reflexed. It is suggested that the abnormality is due to a substance elaborated by the soma and passively transmitted to the eggs, and that the reaction in the third generation is due to the production of an "antibody".

L. Doncaster.

Klein, J. Über die sogenannte Mutation und die Veränderlichkeit des Gärvermögens bei Bakterien. Ztschr. f. Hygiene u. Inf. Krankh. **73.** 1912. S. 87—118.

Die vorliegende Arbeit stellt einen neuen Beitrag dar zur Frage, ob es berechtigt ist, den von DE VRIES für bestimmte Variationserscheinungen der höheren Pflanzen geprägten Ausdruck Mutation auf die bei Bakterien beobachteten Erscheinungen zu übertragen. Da die theoretischen Erörterungen in der Arbeit einen breiten Raum einnehmen, soll hier etwas näher darauf eingegangen werden. Die Übertragung des Begriffs auf Bakterien ist zuerst von NEISSER (1906) gemacht worden auf Grund von Untersuchungen MASSINIS, die in den folgenden Jahren von verschiedenen Seiten bestätigt wurden; begründet wurde sie damit, daß es sich, wie bei höheren Pflanzen, so bei der bei *Bacterium coli mutabile* beobachteten Knopfbildung um eine plötzlich bei wenigen Individuen (nach DE VRIES 1—3 %) auftretende neue Erscheinung handelte, die konstant vererbt wird. Verf. fügt zu diesen Merkmalen noch die zwei folgenden, als von DE VRIES gefordert, hinzu: „Das Auftreten der neuen Eigenschaft muß ohne äußere Ursache, also auch unbeeinflußbar, und weiterhin richtungslos, also auch in diesem Sinne unbeeinflußbar sein." Ref. möchte dieser Auffassung, die Verf. doch wohl aus DE VRIES' „Mutationstheorie" 1900/1903 gewonnen hat, die ebenda auf S. 131 zu findenden Worte entgegenstellen, nach denen der

Begründer der Mutationstheorie selbst schon vor 10 Jahren die Unbeeinflußbarkeit der Qualität und Richtung der Mutationen nicht als ein wesentliches noch definitives Merkmal anzusehen schien. Dort heißt es: „Gelingt es einmal, die Gesetze des Mutierens aufzufinden, so dürfen wir hoffen, selbst einmal in das Getriebe der Artbildung eingreifen zu können. Ebensogut wie der Züchter jetzt die Variabilität beherrscht, muß es einmal möglich werden, auch die Mutabilität zu beherrschen." Die unbekannten Ursachen zu suchen, ist denn auch das Ziel der Arbeiten gewesen, in deren Kreis die hier besprochene hineingehört.

Die experimentellen Untersuchungen des Verf. haben zunächst die erstgenannten Punkte der Mutationslehre zum Gegenstand. Anknüpfend an die Ergebnisse Burris[1]) hat Verf. einen Burrschen Stamm des *Bacterium coli mutabile* und 4 von ihm selbst isolierte, sich gleichartig verhaltende Coli-Stämme auf ihr Milchzuckervergärungsvermögen hin untersucht und kommt zu den gleichen Ergebnissen, wie Burri, nämlich:

1. Auf milchzuckerhaltigen Nährböden erlangen die untersuchten Bakterien das Vermögen, den Milchzucker zu vergären; dieses Vermögen tritt aber nicht spontan in voller Stärke auf, sondern wird im Lauf mehrerer Generationen allmählich gesteigert. Beweis: die Zwischenstufen eines geringen Gärvermögens sind konstant erblich, und der Prozeß setzt sich, wenn er unterbrochen wird, an dem Punkte fort, an dem er aufgehört hatte. Einige Angaben der Kleinschen Arbeit mögen das Gesagte illustrieren:

Es wurden u. a. 12 Stämme auf laktosehaltigem Nährboden kultiviert. Davon zeigten Gärvermögen:

		Zahl d. mut. Stämme
a)	nach 32 Std.	
b)	nach weit. 16 Std. also 48 Std.	4 +, 8 —
c)	„ „ 17 „ „ 65 „	10 +, 2 —
d)	„ „ 15 „ „ 80 „	12 +

Von den 8 scheinbar unveränderten sub b) wurde eine 2. Serie ohne Milchzucker weiter kultiviert. Diese zeigte

nach weiteren 17 Std., also i. gz. 65 Std. Kultur, davon 48 Std. auf Milchzucker, kein Gärvermögen;

nach weiteren 16 Std., also i. gz. 81 Std. Kultur, davon 64 Std. auf Milchzucker, in allen Kulturen Gärvermögen.

Aus dem Vergleich mit d) zieht Verf. den oben erwähnten Schluß. Bei Hemmung des Wachstums durch Temperaturerniedrigung oder schlechte Ernährung findet auch nach längerem Verweilen auf Milchzucker keine Veränderung des Gärvermögens, m. a. W. ohne Zellteilung keine Mutation, statt. Daraus folgt, daß es sich nicht um eine Veränderung des Gärvermögens der einzelnen Zelle, sondern um eine Steigerung desselben von Generation zu Generation handelt. Hierbei ist jedoch zu bedenken, daß in diesem Falle auch die Lebenstätigkeit der einzelnen Zelle sistiert wird. (Ref.)

2. Der Prozentsatz der veränderten Individuen ist 50; bei hinreichender Verdünnung steigt er bis zu 100; es ist also anzunehmen, daß unter günstigen Bedingungen alle Individuen mutieren. Der Beweis ist, wie Verf. selbst angibt, nicht zwingend, sondern das Experiment spricht nur für die Wahrscheinlichkeit der Behauptung. Denn durch Mischung mutierter mit nicht mutierten Kulturen konnte Verf. eindeutig zeigen, daß die durch die mutierten Bakterien gebildete Säure die nicht mutierten in hohem Grade schädigt.

[1]) Ctbl. Bakt. II, 1910, 28. S. 331.

Der hohe Prozentsatz wäre demnach auf den Sieg der neuen Art im Kampf ums Dasein zurückzuführen.

3. Dagegen konnte Verf. die äußerst strenge Konstanz bei der Vererbung der neuen Eigenschaft feststellen, die diese Gruppe von Erscheinungen scharf von sich gleichartig äußernden, aber nicht konstanten trennt.

4. Ursache der neu auftretenden Eigenschaft war das Verweilen einer Reihe von Generationen auf Milchzucker — andere Zuckerarten vermochten das Gärvermögen nicht zu beeinflussen, mit Milchzucker aber gelingt die Veränderung „mit der Sicherheit einer chemischen Reaktion."

Kann so einerseits der Begriff der Mutation nach DE VRIES gefaßt, nicht auf Bakterien übertragen werden, so zeigen diese doch einen Vorgang sui generis, der mit den Mutationsvorgängen der höheren Pflanzen große Ähnlichkeit hat. Beiden gemeinsam ist die erbliche Fixierung einer neuen Eigenschaft; die Bakterienmutationen unterscheiden sich aber von DE VRIES' Mutationen durch die große Zahl der Mutanten, durch das allmähliche Auftreten und die Beeinflußbarkeit der Erscheinung. Inwieweit Verf. mit dem letzten Punkt in Konflikt mit der DE VRIESschen Auffassung gerät — inwieweit er mit ihr übereinstimmt, ist oben bereits angedeutet. Was die allmähliche Veränderung betrifft, so stehen neben den Beobachtungen des Verf., BURRIS — vergl. auch EKMAN (ds. Ztschr. XI. S. 39 ff) — andere, die eine absolute Verallgemeinerung z. Z. jedenfalls nicht zulassen. Es handelt sich da speziell um morphologische Eigenschaften, die plötzlich in Erscheinung traten, scharf von der Ausgangsform verschieden und mit dieser durch Zwischenstufen nicht verbunden sind (hierzu die an dieser Stelle referierte Arbeit BAERTHLEINS. X, S. 278). E. Schiemann (Berlin).

Blaringhem, L. Le perfectionnement des plantes. (Mit 30 Abb., 192 Seiten, Kleinoktav. Bibliothèque de culture générale. Paris, Flammarion 1913, frcs. 1,50.)

Das Buch wendet sich an reife Männer mit guter Vorbildung, die sich über den Gegenstand aufklären wollen, und will Anregungen geben. Es ist keine Technik der Pflanzenzüchtung, sondern eine Darstellung ihrer wissenschaftlichen Grundlagen, die, wie der Verfasser hervorhebt, in Deutschland und in den Vereinigten Staaten an Hochschulen vorgetragen, in Frankreich aber weniger gekannt sind. Daß der Verfasser einige Fragen von einem besonderen Standpunkt aus betrachtet, ist aus seinen wissenschaftlichen Veröffentlichungen bekannt. So erscheint auch in diesem Buch die starke Betonung der Mutationen und der Möglichkeit ihrer künstlichen Hervorlockung, die wesentliche Einschränkung der Geltung der Mendelschen Gesetze und der Bedeutung der Bastardierung für die Züchtung, die, allerdings von Vielen geteilte, Ansicht über die Variabilität von Homozygoten, wenn sie unter abweichende äußere Verhältnisse kommen. Der Verfasser hat die Absicht, seine Ansichten eingehender darzulegen und das von ihm zu erwartende Buch Problème de l'hérédité wird Gelegenheit geben, dieselben zu besprechen. Bei dem vorliegenden für die Praktiker bestimmten Buch sei nur hervorgehoben, daß der Referent den Erfolg der Auslese bei quantitativer Variabilität gerne mehr berücksichtigt gesehen hätte, ebenso wie das Verhalten quantitativer Eigenschaften bei Bastardierung. — Das Verdienst, die Eigenartigkeit der genealogischen Linien zuerst betont zu haben, würde Referent lieber Johannsen als Pasteur zuschreiben, wie denn auch der Verfasser selbst von den Organismen der vegetativen Linien Pasteurs sagt: „et on ne peut en obtenir à proprement parler de lignée pure." Dagegen wird man Frank-

reich wohl die Priorität zuerkennen, wenn es sich um die erste Erkennung des (züchterisch) praktischen Wertes, die Genealogie in der Züchtung zu beachten, handelt. Hier wäre wohl Louis de Vilmorins zu gedenken, unmittelbar nach ihm Beselers. Sehr interessant ist die Darstellung der Geschichte der Formenbildung der Gartenerdbeere, die auch Solms-Laubach bearbeitet hat. Fruwirth.

Kajanus, B. Über die Vererbungsweise gewisser Merkmale der Beta- und Brassica-Rüben. Ztschr. f. Pflanzenzüchtg. **1**, 1913. I. *Beta*, S. 125 bis 186, II. *Brassica*, S. 419—463. 9 Taf.

Die beiden vorliegenden Veröffentlichungen bilden zum Teil eine Fortsetzung und Erweiterung der beiden in Band 6 dieser Zeitschrift erschienenen Arbeiten: „Genetische Studien an *Beta*" und „Genetische Studien an *Brassica*". Das Wesentliche liegt darin, daß für die *Beta*-Kreuzungen die 3. Generation analysiert wurde. Auffallend dabei ist, daß in den Nachkommenschaften der einzelnen Rübenformen, die aus F_2 ausgelesen worden waren, alle möglichen Rübenformen auftraten, auch solche, die nach der in dieser Zeitschrift gegebenen Genetik (**6**, S. 157) nicht zu erwarten waren. — Auch betreffs der Farbe des Rübenkörpers ergab die Analyse der F_2 Unstimmigkeiten. Es wurden spaltende Nachkommenschaften mit sehr guter Annäherung an Mendelzahlen neben solchen, die ihnen vollständig widersprachen, beobachtet. Kajanus verwirft daher die früher gegebene Bastardanalyse, vielmehr kommt er zu der Ansicht, daß sowohl bezüglich der Formen als der Farben der verschiedenen *Beta*-Typen keine wirkliche Stabilität der erblichen Anlagen herrsche, sondern die Typen verschiedene Modifikationen darstellen, die infolge dauernder Auslese relativ konstant seien. Die Stabilität dieser Modifikationen wird nicht durch erzwungene Selbstbefruchtung gesteigert, eher geschwächt, sondern die Konstanz ist bei wiederholter Auslese mit gegenseitiger Befruchtung gleicher Individuen am besten gewährleistet.

Bei *Brassica* beziehen sich die Mitteilungen auf Vererbung der Farben bei *Br. napus* (Kohlrübe) und auf Vererbung der Farbe und Form bei *Br. rapa* (Wasserrübe). Betreffs Vererbung der Farbe ergeben sich teilweise auch Abweichungen von der früheren Darstellung (diese Zeitschr. **6**, S. 224 und 230). Betreffs Vererbung der Form der Wasserrübe kommt K. zum gleichen Resultat wie bei *Beta*, nämlich daß die Formunterschiede der einzelnen Typen nicht durch bestimmte Erbeinheiten bedingt seien, sondern verhältnismäßig stabile Modifikationen darstellen.

Ausführlich bespricht K. dann Bastardierungen zwischen *Br. rapa* und *napus*, sowie reziprok, samt einer Rückbastardierung mit *napus*. Die nicht sehr ausgedehnten Beobachtungen der F_2 lassen sicher Spaltung erkennen. Es liegt also ein weiterer Fall vor, der beweist, daß Artbastardierungen nicht prinzipiell anderen Gesetzen folgen als Varietätbastardierungen.

Th. Roemer.

Vilmorin, Philippe de. Sur une race de blé nain infixable. Journ. of Gen., **3**, 1913, S. 67—76. Mit 1 Tafel.

Innerhalb zweier Weizensorten, Beselers Brown Club Head (Halmlänge 1,5—1,7 m) und Shirno (Halmlänge 1,2—1,4 m) wurde je eine relativ kurze Pflanze (Halmlänge 0,8 bezw. 1,0 m) angetroffen, deren Nachkommenschaften in kurze und lange spalteten, wobei die Zahl der ersteren die größere war. Bei weiterem Anbau zeigten sich die langen konstant, während die kurzen immer wieder in beide Typen spalteten, und zwar so, daß die relative

Zahl zwischen 2 und 3 schwankte. Der Verfasser hält es für möglich, daß auch je zwei Gameten mit dem Verkürzungsfaktor vereint wurden, daß aber daraus keine Keime entstehen könnten. Durch diese Annahme wäre die Tatsache erklärlich, daß die Ähren des kurzen Typus weniger Körner enthielten als die des langen (50 Körner pro Ähre bei dem ersteren, 59 bei dem letzteren). Kreuzung zwischen dem kurzen Typus von Shirno (Halmlänge 0,9 m) und der Sorte Eclipse (Halmlänge 1,5 m) ergab intermediäre F_1 Pflanzen (Halmlänge 1,2—1,3 m), während F_2 in kurze und lange spaltete, wobei die ersteren die zahlreicheren waren. Kreuzung zwischen einer kurzen und einer langen Pflanze von Shirno lieferte nur 6 F_1-Pflanzen, von denen 1 lang und 5 kurz waren. Kajanus.

Emerson, R. A. and East, E. M. The Inheritance of quantitative Characters in Maize. Bull. Agric. Exp. Stat. Nebraska, **2**, 1913. 120 Seiten mit 21 Abbildungen und 39 Tabellen.

Die Verfasser untersuchten durch verschiedene Kreuzungen folgende Merkmale beim Mais: Zahl der Reihen pro Kolben, Länge und Dicke des Kolbens, Gewicht und Breite der Körner, Höhe der Pflanze, Zahl der Nodi pro Stengel, Länge der Internodien, Zahl und Gesamtlänge der Stengel pro Pflanze, Blüte- und Reifezeit. Sie fanden, daß die F_1-Generation, die entweder genaue Mittelstellung zeigte oder sich dem einen Elterntypus näherte, nicht wesentlich stärker als die Eltern variierte, während die F_2-Generation eine beträchtlich größere Variationsweite hatte, welche meistens die Mitte, bisweilen sogar die äußeren Grenzen der Elterntypen erreichte: die F_2-Bestände repräsentierten verschiedene Durchschnittstypen und unterschieden sich auch in der Variationsweite, in einigen Fällen traten die Elterntypen wieder auf. Die Erklärung der Tatsachen finden die Verfasser in der Hypothese der Polymerie, für gewisse Fälle (besondere Länge der Stengelinternodien und des Kolbens) mit der Annahme einer Steigerung der vegetativen Energie infolge der Heterozygotie komplettiert. Kajanus.

Zederbauer, E. Zeitliche Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Pisum sativum. Ztschr. f. Pflanzenzüchtung **2**, 1914, S. 1—26.

Verschiedentlich ist schon nach Gesetzmäßigkeiten bezgl. der Dominanz gesucht worden; die dunklere Farbe sollte über die hellere dominieren, das phylogenetisch ältere Merkmal über das phylogenetisch jüngere. Beides erwies sich als unhaltbar. Die Unklarheit über die Ursachen, welche gewisse Merkmale zu dominanten, andere zu rezessiven stempeln, hat zu Versuchen künstlicher Beeinflussung der Dominanz geführt. Die vorliegende Mitteilung von Z. darf nun insofern allgemeineres Interesse beanspruchen, als Z. an dem Originalbeispiel Mendels runzlige, grüne × glatte, gelbe Erbse fand, daß die Wertigkeit dieser Merkmale verschieden ist, je nachdem ob gleichaltrige oder verschiedenaltrige Blüten bastardiert werden. Befruchtungen zwischen gleichzeitig angelegten Blüten, „isochrone Bastardierungen", und solche zwischen ungleichzeitig angelegten Blüten, „heterochrone Bastardierungen", ergeben verschieden zusammengesetzte F_1. Z. kommt kommt zu dem Schluß, daß die Wertigkeit eines Merkmales sich während des Lebens eines Individuums ändert, und zwar nimmt diese von der ersten Blüte mit dem Alter des Individuums ab. Daraus, daß Z. diese Mitteilung als „vorläufig" bezeichnet, geht hervor, daß er selbst weitere Prüfung für erforderlich hält.

Aus den nämlichen Versuchsserien glaubt Z. folgern zu dürfen, daß das Merkmal der Mutter, ob prävalent oder subvalent, einen gewissen Vorrang habe vor dem Merkmal des Vaters. Im vorliegenden Falle mag es so sein; es handelt sich hier aber nur um Merkmale des Samens. Daß ein stärkerer Einfluß von seiten der Mutter auch bei anderen Merkmalen besteht, ist noch zu beweisen. Es ist daher der Satz von dem stärkeren Einfluß der Mutter in der Allgemeinheit, wie ihn Z. ausspricht, nicht haltbar, solange er nicht durch weitere Versuche bewiesen wird. Th. Roemer.

Kuttner, O. Über Vererbung und Regeneration angeborener Mißbildungen bei Cladoceren. Arch. f. Entw. Mech. d. Org., XXXVI. Bd., 4. Heft, S. 649.

Auffallende, an die F_2-Generation von Monohybriden erinnernde Zahlenverhältnisse bei der Vererbung von Zwitterbildungen bei Cladoceren hatten Verfasserin veranlaßt, die Art und Weise der Vererbung und Regeneration von Mißbildungen, die sich an den Ruderantennen innerhalb zweier reinen Linien von *Daphnia pulex* fanden, näher zu untersuchen. Die beiden anormalen Linien wurden durch sechs Generationen beobachtet, wobei mehrere Hundert Individuen durchmustert werden konnten.

In der ersten abnormen Familie (ID) zeigte die Stammutter (ex ephippio gezogen) nach der 6. Häutung auffallende Anomalien in der Borstenbildung an allen Endgliedern beider Ruderantennen — Borsten z. T. zu kurz, fehlend, gegabelt, eine ungefiedert. Im Laufe der weiteren Häutungen fand sich dann eine Tendenz zur Regeneration, ja an einer Stelle sogar zur Überregeneration (Aussprossen einer überzähligen Endborste). Daß es sich in diesem Falle nicht um eine Regeneration nach Verletzung, die sich sehr oft ähnlich äußert, handelte, zeigte die Nachkommenschaft dieses Stamm-♀. Von den gleich nach der Geburt genau untersuchten Würfen zeigte jeweils ein Teil einige abnorme Individuen und zwar in jeder Generation mit Ausnahme der 6. Die Abnormität fand sich stets nur an den Antennen — Borstenanomalien mit Tendenz zur Regeneration —, nur in einem Falle in der 3. Generation zeigten sämtliche Mitglieder eines Wurfes ein verkümmertes Postabdomen, eine Erscheinung, die nach Verfasserin in der Konstitution des ganzen Eisatzes begründet sein muß. Auf die verschiedenartigen Äußerungen der Tendenz zur Borstenanomalie an den Antennen kann hier nicht eingegangen werden, erwähnt sei jedoch, daß, wie aus der Tabelle über diese reine Linie zu ersehen, die Neigung zur Mißbildung von Generation zu Generation abnimmt.

In der zweiten zur Untersuchung gelangten reinen Linie, die von einem ♀ (IC') mit verdoppelter unterer Seitenborste des ventralen Astes der rechten Antenne ausging, zeigte sich die Tendenz zur Entstehung von Mißbildungen an den Antennen in höherem Grade und in etwas anderer Art, als bei Linie D. Neben überzähligen Borsten fanden sich verschiedenartige andere Mißbildungen an den Antennen. Hier bei der C-Familie, fand sich eine Borstenanomalie — Überzähligkeit —, die stets gleich, nämlich in Form einer vierten Endborste oder als doppelte untere Seitenborste auftrat, eine Erscheinung, die sehr für die Entstehung dieser Mißbildungen aus inneren Ursachen spricht. Bei den anderen Arten der Mißbildungen in C und D könnte man vielleicht an eine Entwicklungshemmung oder an Folgen einer Infektionskrankheit denken. Dagegen spricht jedoch 1. daß stets nur eine sehr kleine Anzahl Individuen im Wurf abnorm war, 2. daß ein ♀ oft eine ganze Reihe von Würfen mit normalen Tieren produzierte, 3. daß niemals ein von Geburt normales Tier, das mit abnormen in einem Gefäß gehalten

wurde, nachträglich irgendwelche Rückbildungen zeigte. Irgendein auf mangelhafte Ernährung zurückzuführender Einfluß konnte auf Grund negativer Hungerversuche ausgeschlossen werden. Eine weitere sehr wichtige Stütze für die Annahme einer erblichen Anlage zur Bildung der Anomalien bildet ein Fall der C-Familie, bei dem die Doppelborste unter Überspringung der Mutter von der Großmutter auf den Enkel vererbt wurde. Ungeklärt bleibt dabei aber immer noch das verschiedene Verhalten der einzelnen Tiere in den Familien in bezug auf das Zutagetreten der Anomalien.

Um einen weiteren Einblick in das Wesen dieser eigenartigen Erscheinungen zu erhalten, wählte Verfasserin den Weg operativer Regenerationsversuche, indem sie bei abnormen Tieren — 1. mit fehlenden, 2. mit überzähligen, 3. mit abnorm gebildeten Borsten — Amputationen der die Mißbildungen tragenden Ruderäste vornahm und das Regenerat beobachtete. Dabei zeigte sich, daß im Regenerat nicht die vorher vorhandene Abnormität in Erscheinung trat, sondern eine abweichende, die sich in einigen Fällen in einer ganz außerordentlichen Überregeneration von Borsten äußerte.

Die bei den Regenerationsversuchen auftretende Inkonstanz der Abnormitäten bildet einen Parallelismus zu der Labilität bei der Vererbung dieser Anomalien — nur kleiner Teil der Nachkommen abnorm, verschiedenartige Entwicklung der Mißbildungen. All das spricht nach Verfasserin dafür, daß es sich hier nicht um starre, unveränderliche „Gene“ oder „Faktoren“ für diese Abnormitäten handeln kann, sondern daß die Erscheinungen bei diesen Tieren in einer Störung der Reaktionsnorm beruhen, die wiederum in einer erhöhten Beeinflußbarkeit oder Labilität bestimmter Organanlagen durch innere oder äußere Reize bestehen.

Die interessante Arbeit vermag, wie Verfasserin selbst angibt, die auffallenden Erblichkeitsverhältnisse der angeborenen Mißbildungen bei Cladoceren nicht restlos zu klären. Infolge der Feststellung der Labilität oder Inkonstanz der Abnormitäten in Vererbung und Regeneration läßt vielleicht sich ein Weg finden, der bei ausgedehnteren experimentellen Untersuchungen an ähnlichem Material nicht nur für die von Verfasserin näher ausgeführten Erscheinungen eine befriedigende Erklärung bringen, sondern überhaupt für die Deutung von mancherlei anderen Erblichkeitserscheinungen von Wichtigkeit sein kann. K. Gruber.

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35
Schöneberger Ufer 12a

Gruppenweise Artbildung

unter spezieller Berücksichtigung der Gattung Oenothera von **Dr. Hugo de Vries**, Professor der Botanik in Amsterdam. Mit 121 Textabbildungen und 22 farbigen Tafeln.

Geheftet 22 Mk., gebunden 24 Mk.

Das Werk bietet eine Darstellung der Art und Weise, wie in der Natur neue Arten entstehen. Die inneren Ursachen des Vorganges werden ausführlich behandelt, die äußeren nur kurz berührt. Die gruppenweise Artbildung wird als eine Folge einer allmählichen Anhäufung von Mutationseigenschaften dargestellt, von denen wenigstens einige bereits von den Vorfahren der jetzt mutierenden Art erworben sein müssen. — Die so sehr in Aufnahme gekommenen Untersuchungen über die Folgen von Kreuzungen beschränken sich fast allgemein auf jene Fälle, die den sog. Mendelschen Gesetzen folgen. Prof. de Vries zeigt, daß die Erscheinungen der Bastardierung ein viel größeres Gebiet umfassen, auf dem mehrere andere Typen unterschieden werden können, von denen einige eine weit größere theoretische und praktische Bedeutung besitzen als die Spaltungen, die von Mendel studiert worden sind.

Die vom Verfasser entdeckten Folgen der sog. doppeltreziproken Kreuzungen haben in neuester Zeit das allgemeine Interesse in hohem Grade erregt. Das vorliegende Werk enthält die vollständige Darstellung der einschlägigen Versuche und Betrachtungen des Verfassers. — Es wird daher in den Kreisen der Biologen, der Botaniker und Zoologen, all derjenigen, die sich mit Fragen der Abstammung und Vererbung befassen, der praktischen Züchter auf dem Gebiet des Gartenbaues, der Landwirtschaft, Tierzucht usw. Aufsehen erregen.

Arten und Varietäten

und ihre Entstehung durch Mutation. An der Universität von Kalifornien gehaltene Vorlesungen von **Dr. Hugo de Vries.** Ins Deutsche übertragen von Prof. Dr. H. Klebahn. Mit 53 Textabbildungen. Geheftet 16 Mk., gebunden 18 Mk.

Die Mutationen in der Erblichkeitslehre.

Vortrag, gehalten bei der Eröffnung der von William M. Rice gegründeten Universität zu Houston in Texas von **Dr. Hugo de Vries**, Professor der Botanik an der Universität in Amsterdam.

Geheftet 1 Mk. 60 Pf.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Inhaltsverzeichnis von Bd. XII Heft 2

Abhandlungen

Seite

Gerschler, M. W., Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontiden-Gattungen . . . . . 73—96

Shull, G. H., Duplicate genes for capsule-form in *Bursa bursa-pastoris* 97—149

Kleinere Mitteilungen

Lotsy, J. P., Meine Anschauungen über die Entwickelung des Deszendenzgedankens seit Darwin und den jetzigen Standpunkt der Frage, eine Entgegnung zu der daran von Prof. Dr. E. Lehmann geübten Kritik . . . . . 150—154

Lehmann, C., Bemerkungen zu der vorstehenden Entgegnung Lotsys 154—156

Referate

Agar, W. E., Transmission of environmental effects from parent to offspring in Simocephalus vetulus (Doncaster) 162

Blaringhem, L., Le perfectionnement des plantes (Fruwirth) . . . 164

Castle, W. E., Simplification of Mendelian formulae (East) 157

Emerson, R. A., Simplified Mendelian formulae (East) 157

Emerson, R. A. and East, E. M., The inheritance of quantitative Characters in Maize (Kajanus) 166

Kajanus, B., Über die Vererbungsweise gewisser Merkmale der Beta- und Brassica-Rüben (Roemer) 165

Klein, J., Über die sogenannte Mutation und die Veränderlichkeit des Gärvermögens bei Bakterien (Schiemann) 162

Kuttner, O., Über Vererbung und Regeneration angeborener Mißbildungen bei Cladoceren (Gruber) 167

Morgan, T. H., Factors and unit characters in Mendelian heredity (East) 157

— — Simplicity versus adequacy in Mendelian formulae (East) . . . 157

— — Heredity and sex (Shull) 159

Tanaka, Y., A study of Mendelian factors in the Silkworm, Bombyx Mori (Doncaster) 161

Vilmorin, Philippe de, Sur une race de blé nain infixable (Kajanus) 165

Zederbauer, E., Zeitliche Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Pisum sativum (Roemer) 166

Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen von **Professor Dr. C. Correns.** Mit 9 Textabbildungen. Geheftet 1 Mk. 50 Pfg.

Die neuen Vererbungsgesetze von **Professor Dr. C. Correns.** Mit 12 z. T. farbigen Abbildungen. Zugleich zweite, ganz umgearbeitete Auflage der „Vererbungsgesetze". Geheftet 2 Mk.

BAND XII HEFT 3/4 JUNI 1914

ZEITSCHRIFT

FÜR

INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-

UND

VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), C. CORRENS (MÜNSTER), V. HAECKER (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), R. v. WETTSTEIN (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

BERLIN
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
W 35 SCHÖNEBERGER UFER 12a
1914

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 24 Druckbogen bilden. Der Preis des Bandes beträgt 20 Mark.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata sowie alle auf die **Redaktion** bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

Prof. Dr. E. Baur, Friedrichshagen bei Berlin,

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,
Schöneberger Ufer 12a.

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 32 Mk., für Referate 48 Mk., für Literaturlisten 64 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Separata ohne besonderen Titel auf dem Umschlag gratis geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Gratis-Separata zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 15 Pfg. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 4 Mk. 50 Pfg. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Separata gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 3 Mk. pro Band im Buchhandel bezogen werden.

Genetical Studies on *Oenothera*. V.

Some Reciprocal Crosses of *Oenothera*.

By **Bradley Moore Davis,** Philadelphia, U.S.A.
University of Pennsylvania.

(Eingegangen am 12. Januar 1914.)

Professor DE VRIES in his recent work "Gruppenweise Artbildung", 1913, has published data of the highest interest to the experimental workers with *Oenothera* and to breeders in general. I refer at this time especially to the remarkable differences exhibited by certain hybrids of reciprocal crosses, and to the extraordinary results reported when the reciprocals are crossed with one another to give double reciprocal, and with the parent stock to give sesquireciprocal and iterative hybrids.

The striking peculiarity of the reciprocal crosses is their marked differences from one another and their great resemblance in certain characters to the pollen parent making them in these features strongly patroclinous. Breeders have, of course, for many years recognized the phenomenon of prepotency on the part of individuals and to a certain extent of species and races when crossed, but DE VRIES has brought forward cases in which species to a very marked degree exhibit prepotencies over others when they are the pollen parents of the hybrids. Breeders had before known that reciprocal crosses are not always identical as to their characters, but general experience had led them to expect similarity whereas in this material of *Oenothera* DE VRIES has found very striking differences. Furthermore, DE VRIES reports that when certain reciprocal hybrids of *Oenothera* are crossed with one another to give double reciprocals a uniform progeny appears which carries unaffected almost all of the characters of one of the original parents.

The behavior of reciprocals and double reciprocals outlined above is best illustrated by material that seems likely to stand as classical in the field of genetics. *Oenothera biennis* pollinated by *O. muricata* gives a uniform F_1 generation so strongly patroclinous with respect to

most of its characters that DE VRIES presents a formula $b \times m = m$. The reciprocal of this cross, *muricata* pollinated by *biennis* also gives a uniform F_1 generation, in most of its characters so strongly patroclinous that the situation is expressed by DE VRIES in the formula $m \times b = b$. The double reciprocals present two possible arrangements *(muricata · biennis) × (biennis · muricata)*, and *(biennis · muricata) × (muricata · biennis)*. DE VRIES states that the double reciprocal crosses give plants with characters almost wholly of the parent whose position is peripheral in the formula. The characters of the parent in the center of the formula almost wholly disappear in the double reciprocal hybrids. Shortly expressed the results, according to DE VRIES, justify the equations $(m \times b) \times (b \times m) = m$, and $(b \times m) \times (m \times b) = b$.

On the appearance of the preliminary paper of DE VRIES in 1911 I made plans to repeat his crosses between *biennis* and *muricata* and in my studies with other species of *Oenothera* to grow reciprocals and double reciprocals that further data might be available on the interesting problems presented. I can now report on reciprocal crosses involving four different sets of parents two sets of which have not been studied by DE VRIES. They are the reciprocal crosses between (1) *biennis* and *muricata*, (2) *biennis* and *franciscana*, (3) *biennis* and *grandiflora*, and (4) *biennis* and *gigas*. Discussion of the problems involved will be found in the separate accounts of the hybrids.

(1) Reciprocal Crosses between *Oenothera biennis* Linnaeus and *O. muricata* Linnaeus.

The parents species of these crosses have been grown in my experimental garden for the past three years and originally came to me through seeds kindly supplied by Prof. DE VRIES. They are then the types which DE VRIES employed in his experiments and their hybrids have agreed in essentials with the hybrids obtained by DE VRIES. Consequently my studies in general confirm the data reported by DE VRIES although I am inclined to lay a different emphasis on the conclusions or interpretations based upon the results.

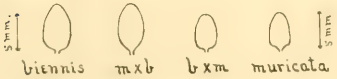


Fig. 1. Cotyledons. Showing the hybrids of *biennis* and *muricata* in certain respects intermediate between the parents although in the main patroclinous.

Oenothera biennis of Holland is a species so far known to the American botanists only through plants or their descendants grown from

seed brought from Europe. It is a plant clearly distinct from the forms described as *biennis* in the American systematic manuals as all American workers on *Oenothera* in the experimental gardens know. BARTLETT (13) has discussed the characters of this plant and given strong reasons why it should be regarded as the form known to LINNAEUS as *Oenothera biennis* and consequently to be regarded as the type form of the species.

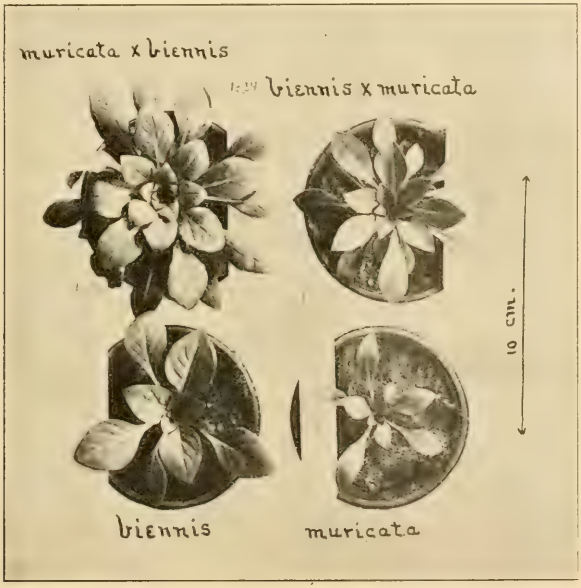


Fig. 2. Young rosettes. Those of *biennis* and *muricata* are of the same age but about four weeks younger than the hybrids. Those of the hybrids, although strikingly dissimilar to one another and patroclinous, present evidence of the influence of both parents.

In former papers I have spoken of it as the Dutch biennis and in my cultures I have called it *biennis* H to distinguish it from American plants, *biennis* A and *biennis* D, which have been employed in my crosses with *O. grandiflora*. We now know that my plants, *biennis* A and *biennis* D, are species distinct from the Dutch plant (*biennis* H). The species *Oenothera biennis* Linnaeus is very old having apparently been

on the sand dunes of Holland since pre-Linnaean days and no species of *Oenothera* is more free from suspicion of gametic impurity. American forms of *Oenothera* with points of strong resemblance to the Dutch *biennis* have recently been found but an exact duplicate has not as yet, so far as I am aware, been discovered. However, it seems not unreasonable to expect that such a type will eventually be isolated from among the many allied species and races that grow in America.

Fig. 3. Rosette of *biennis*, nearly mature, showing the close cluster of broadly-elliptical, crinkled leaves. Contrast with Figs. 4 and 5, *muricata*.

Oenothera muricata in the accounts of DE VRIES refers to a plant with taxonomic features quite as characteristic as those of *O. biennis* Linnaeus. There is no possibility of confusing the two species. *Oenothera muricata* has also been in Holland for a long period although not so long as *O. biennis*. We have it in America represented by a series of forms very closely related and apparently widely distributed. I have grown plants from Woods Hole, Massachusetts, side by side with plants of Dutch origin and have found only minor differences, and

DE VRIES ('13, p. 37) reports the presence of closely related races at a number of stations in the middle west. I am informed that the application of the name *Oenothera muricata* Linnaeus is more difficult than that of *Oenothera biennis* Linnaeus, but it will be most unfortunate if the name cannot be held for this plant which has taken and will continue to take a very important place in the literature of experimental morphology.

Fig. 4. Rosette of *muricata*, nearly mature, showing the loose cluster of narrow-elliptical, plane leaves. Contrast with Fig. 3, *biennis*.

To bring the chief taxonomic features of *O. biennis* and *O. muricata* clearly before the reader I shall first describe the two species in parallel columns selecting the characters that stand in sharpest contrast so that these may be compared with one another and with the conditions presented by the reciprocal crosses. The descriptions are of plants started under glass during the winter and in the spring set out as rosettes in the experimental garden.

Oenothera biennis L.	*Oenothera muricata L.*
Cotyledons[1]). 6—7 mm. long, broad at the base and tapering to a rounded point (Fig. 1, *biennis*).	Cotyledons[1]). About 5 mm. long, broadly elliptical, cut away at the base (Fig. 1, *muricata*).
Young rosettes. A close cluster of short-petioled, broadly-elliptical or ovate leaves (Fig. 2, *biennis*).	Young rosettes. A loose cluster of long petioled, narrow-elliptical or spatulate leaves (Fig. 2, *muricata*).

Fig. 5. Rosette of *muricata* from a biennial plant, exhibiting the extreme development of long, narrow leaves. Contrast with Fig. 3, *biennis*.

Mature rosettes[2]). 3·5—4 dm. broad. A close cluster of broadly-elliptical leaves tapering to relatively short petioles, crinkled (Fig. 3). Rosettes of biennial plants develop much larger and broader leaves.	Mature rosettes[2]). 3—3·5 dm. broad. A looser cluster of narrow-elliptical leaves tapering to relatively long petioles, plane (Fig. 4). Rosettes of biennial plants develop much longer and relatively narrower leaves (Fig. 5).

[1]) The cotyledons are measured on the appearance of the first leaf as a small triangular structure.

[2]) Rosettes are considered as "mature" when they begin to send up their central shoots.

Mature plants. About 1 m. high. Central shoot surrounded by numerous long side branches from the rosette, almost equal to the central shoot in length and vigor, tips of branches straight (Fig. 6)

Foliage. Leaves broadly-elliptical, obscurely serrate, almost plane (Figs. 6, 8). Color grass-green.

Inflorescence. Bracts $^1/_4$—$^1/_2$ length of mature buds, relatively broad (Figs. 8, 16). Younger buds projecting beyond the bracts (Fig. 8).

Mature buds. 5·5—6 cm. long. Cone 2—2·3 cm. long, less strongly 4-angled. Sepal tips long and slender (Fig. 16). Pubescence of sepals and ovaries pilose and puberulent.

Petals. 2—2·3 cm. long, a darker yellow.

Stigma lobes. 4—5 mm. long, more slender, generally about 3 mm. below the tips of the anthers.

Capsules. 2—2·3 cm. long. A large yield of seeds.

Mature plants. About 1·3 m. high. Central shoot surrounded by a smaller number of side branches from the rosette, much shorter and less vigorous than the central shoot, tips of branches nutant (Fig. 7).

Foliage. Leaves narrowly-elliptical, irregularly toothed, revolute or keeled (Figs. 7, 9). Color blue-green.

Inflorescence. Bracts $^3/_4$—$^7/_8$ length of mature buds, relatively narrow (Figs. 9, 16). Bracts projecting beyond the younger buds (Fig. 9).

Mature buds. 4·5—5·5 cm. long. Cone 1·1—1·3 cm. long, more strongly 4-angled. Sepal tips shorter and thicker (Fig. 16). Pubescence of sepals and ovaries more pilose.

Petals. 1—1·3 cm. long, a lighter yellow.

Stigma lobes. 2—3 mm. long, thick, generally 1—2 mm. above the tips of the anthers.

Capsules. 2·5—3 cm. long. A large yield of seeds.

The reciprocal crosses between *biennis* and *muricata* were made in 1912 and the cultures grown in the following year. The capsules on the mother plants following the crosses were large and yielded a liberal supply of seeds. The seeds of *biennis* × *muricata* gave, however, a small percentage of germinations after being 6 weeks in the seed pans, it being necessary to sow the contents of 5 capsules, 675 seeds, to obtain 139 plants. Of these 92 plants were brought to maturity[1]) constituting culture 13·33, *biennis* × *muricata*. The seed of *muricata* × *biennis* germinated readily and the contents of 3 capsules, 153 seeds, gave 107 plants of which 78 were brought to maturity[1]) constituting culture 13·34, *muricata* × *biennis*. Each culture was perfectly uniform in its characters except that in 13·34 a single dwarfish plant appeared which was completely sterile when selfed. The characters of these reciprocal crosses will be given in parallel columns that their points of resemblance to the parents and of sharp contrast to one another may more readily be noted. The cultures were grown side by side with the parent stock in the experimental garden.

[1]) The remaining plants furnished herbarium material of stages in the development of the seedlings and rosettes.

13·34, *muricata* × *biennis*.

Cotyledons. 6—7 mm. long as in *biennis*, but not so broad at the base, tapering to the petiole (Fig. 1, *m* × *b*).

13·33, *biennis* × *muricata*.

Cotyledons. About 5 mm. long as in *muricata*, but not so conspicuously cut away at the base (Fig. 1, *b* × *m*).

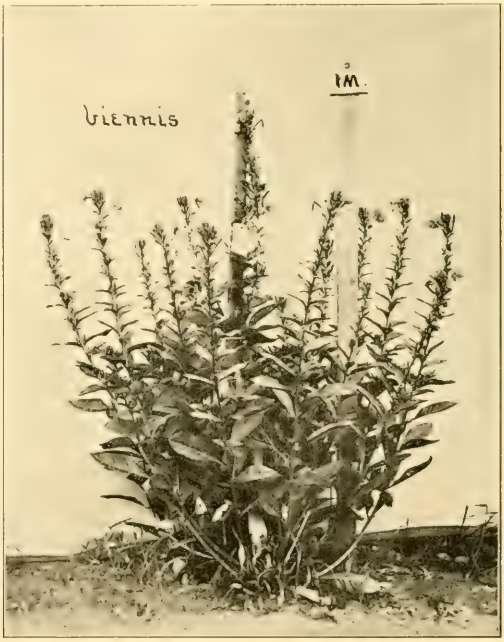


Fig. 6. Mature plant of *biennis*. Showing the numerous side branches from the rosette; a foliage of broadly-elliptical, almost plane leaves; tips of branches generally straight. Contrast with Fig. 7, *muricata*.

Young rosettes. Leaves broadly-elliptical, intermediate between the parents (Fig. 2, *muricata* × *biennis*).

Rosettes smaller than those of the parents of corresponding age.

Mature rosettes. 3—3·2 dm. broad. A close cluster of broadly-elliptical leaves,

Young rosettes. Leaves elliptical as in *muricata* but not so narrow (Fig. 2, *biennis* × *muricata*).

Rosettes smaller than those of the parents of corresponding age.

Mature rosettes. About 2·5 dm. broad. A close cluster of narrow-elliptical leaves

the younger tapering to relatively short petioles, crinkled (Fig. 10).

Rosettes resembling more closely those of *biennis* and therefore patroclinous (compare Fig. 10 with Fig. 3).

tapering to relatively long petioles, plane (Fig. 11).

Rosettes similar to those of *muricata* and therefore patroclinous (compare Fig. 11 with Fig. 4).

Fig. 7. Mature plant of *muricata*. Showing branches from the rosette less numerous and relatively shorter than in *biennis*; a foliage of narrow-elliptical, revolute or keeled leaves; tips of branches frequently nutant. Contrast with Fig. 6, *biennis*.

Evidence of a blend in the varied forms of the leaves, relatively not so broad as in *biennis*.

Rosettes markedly smaller than those of the parents.

Evidence of a blend in leaves, less clearly toothed and somewhat broader than those of *muricata*.

Rosettes markedly smaller than those of the parents.

Mature plants. 0·8—1 m. high, few or no long side branches from the rosettes in sharp contrast to the parents (Fig. 12).

Tips of branches generally straight (patroclinous).

Mature plants. 1·1—1·2 m. high, no long side branches from the rosettes in sharp contrast to the parents (Fig. 13).

Tips of branches frequently nutant (patroclinous).

Fig. 8. Inflorescence of *biennis*. Showing younger buds projecting beyond the bracts which are relatively shorter than in *muricata;* large flowers. At the left is a leaf from near the base of the main stem, its margin obscurely serrate. Contrast with Fig. 9, *muricata*.

Foliage. Leaves broadly-elliptical and almost plane as in *biennis* (patroclinous), but showing evidence of a blend in being

Foliage. Leaves narrow-elliptical and revolute or keeled as in *muricata* (patroclinous), but showing evidence of a blend

irregularly toothed and relatively not so long or so broad (Figs. 12 and 14).

Color generally grass-green, but variable, darker over older portions of the plants.

in being obscurely toothed and relatively somewhat longer and broader (Figs. 13, 15).

Color generally blue-green, but variable, lighter over younger portions of the plants.

Fig. 9. Inflorescence of *muricata*. Showing bracts projecting beyond the younger buds and relatively longer than those of *biennis;* small flowers. At the right is a leaf from near the base of the main stem, its margin irregularly toothed. Contrast wtth Fig. 8, *biennis*.

Inflorescence. Bracts $^2/_3$—$^3/_4$ length of mature buds, resembling *muricata* (Fig. 16, $m \times b$), in form variable showing evidence of a blend.

Inflorescence. Bracts $^1/_3$—$^1/_2$ length of mature buds, resembling *biennis* (Fig. 16, $b \times m$), in form variable showing evidence of a blend.

Bracts projecting beyond the younger buds as in *muricata*. Thus with respect to the relative length of the bracts, a striking feature of the inflorescence (Fig. 14), these hybrids are strongly matroclinous.

Mature buds. About 4·5 cm. long. Cone variable in size.

Younger buds projecting beyond the bracts as in *biennis*. Thus with respect to the relative length of the bracts, a striking feature of the inflorescence (Fig. 15), these hybrids are strongly matroclinous.

Mature buds. About 4·5 cm. long. Cone variable in size.

Fig. 10. Rosette of hybrid, *muricata* × *biennis*, nearly mature, a close cluster of broadly-elliptical, crinkled leaves. Patroclinous in general morphology, but showing strong evidence of the influence of the *muricata* parent in the varied forms of the leaves relatively not so broad as those of *biennis*. Compare with Fig. 3, *biennis*, and contrast with Fig. 11, *biennis* × *muricata*.

Sepal tips shorter and thicker as in *muricata* (Fig. 16. $m \times b$), and therefore matroclinous. Pubescence of sepals and ovaries an evident blend.

Petals. 0·8—1·4 cm. long, smaller than an average between the parents.

Large and small flowers may be on the same plant, and in varying shades of yellow.

Sepal tips long and slender as in *biennis* (Fig. 16, $b \times m$), and therefore matroclinous. Pubescence of sepals and ovaries an evident blend.

Petals. 0·8—1·4 cm. long, smaller than an average between the parents.

Large and small flowers may be on the same plant, and in varying shades of yellow.

Stigma lobes. 2—5 mm. long, generally projecting somewhat beyond the anthers[1]).
Capsules. Generally stunted and irregular in form because of the small yield of seeds when self-pollinated.

Stigma lobes. 2—5 mm. long, generally projecting somewhat beyond the anthers[1]).
Capsules. Generally stunted and irregular in form because of the small yield of seeds when self-pollinated.

The peculiarities of the reciprocal crosses *muricata* × *biennis* and *biennis* × *muricata* seem to me to lie not so much in the marked ten-

Fig. 11. Rosette of hybrid, *biennis* × *muricata*, nearly mature, a loose cluster of narrow-elliptical, plane leaves. Strongly patroclinous in general morphology, but showing some evidence of the influence of the *biennis* parent in leaves somewhat broader and less clearly toothed than those of *muricata*. Compare with Fig. 4, *muricata*, and contrast with Fig. 10, *muricata* × *biennis*.

dencies of certain of their characters to resemble those of their parents as in the striking differences which they exhibit when compared with one another. In this respect my cultures fully confirm the observations

[1]) Possibly because the anthers are generally somewhat shriveled, frequently sterile, or producing only a small quantity of pollen.

reported by DE VRIES. Throughout the entire life history contrasting differences are obvious as presented in the comparison outlined above. Even in the youngest stages the cultures of the reciprocals can be readily distinguished and from the time when the rosettes are half grown the differences become very apparent. The contrasts are well illustrated

Fig. 12. Mature plant of hybrid, *muricata* × *biennis*. Showing few (only one) side branches from the rosette; a foliage of broadly-elliptical, almost plane leaves. Patroclinous in the form of the leaves which present, however, strong evidence of the influence of the *muricata* parent in being relatively not so long or so broad as those of *biennis*. Compare with Fig. 6, *biennis*, and contrast with Fig. 13, *biennis* × *muricata*.

by comparisons of the figures of corresponding stages of development (1) cotyledons, Fig. 1; (2) young rosettes, Fig. 2; (3) mature rosettes, Fig. 10 compared with Fig. 11; (4) mature plants and foliage, Fig. 12 compared with Fig. 13; (5) inflorescence and foliage, Fig. 14 compared with Fig. 15;

(6) buds, Fig. 16. Only in flower structure as DE VRIES has reported, are differences between the reciprocals difficult to determine. The flowers of my cultures have presented such wide variations in size and relations of parts that I have been unable to distinguish constant contrasting characters worthy of note.

Fig. 13. Mature plant of hybrid, *biennis* × *muricata*. Showing absence of side branches from the rosette; a foliage of narrow elliptical, revolute or keeled leaves. Patroclinous in the form of the leaves which present, however, evidence of the influence of the *biennis* parent in being relatively somewhat longer and broader than those of *muricata*. Compare with Fig. 7, *muricata*, and contrast with Fig. 12, *muricata* × *biennis*.

A striking feature of the reciprocal crosses is the diminished vigor expressed throughout their entire life histories. Young rosettes are smaller than those of the parents of corresponding age. Mature rosettes are markedly smaller and fail to send up numerous side shoots as do

the parents. Mature plants are not so large or so stocky. Fewer flowers come to bloom and the flowering season is much shorter. The flowers average much smaller than the mean of the parents. Sterile anthers are very common and the output of pollen is very much re-

Fig. 14. Inflorescence of hybrid, *muricata* × *biennis*. Strongly matroclinous in the bracts projecting beyond the younger buds. At the right is a leaf from near the base of the main stem, patroclinous in form but showing the influence of the *muricata* parent in being irregularly toothed. Compare with Fig. 8, *biennis*, and Fig. 9, *muricata*, and contrast with Fig. 15, *biennis* × *muricata*.

duced. The capsules give a very small yield of seeds. Many of these points are noted by DE VRIES who also reports the cross *biennis* × *muricata* to be extremely susceptible to a rot caused by *Botrytis*, which

fortunately has not as yet seriously troubled my cultures. Emphasis should be placed on this weakened vigor of the hybrids as compared with the parents since hybrids of *Oenothera* in the F_1 generally appear to be fully as vigorous as their parents if not more so.

Fig. 15. Inflorescence of hybrid, *biennis* × *muricata*. Strongly matroclinous in the buds projecting far beyond the bracts. At the right is a leaf from near the base of the main stem, patroclinous in form but showing the influence of the *biennis* parent in being obscurely toothed. Compare with Fig. 8, *biennis*, and Fig. 9, *muricata*, and contrast with Fig. 14, *muricata* × *biennis*.

Great stress is laid by DE VRIES on the patroclinous tendencies of the hybrids which with respect to certain characters are said so nearly to duplicate the pollen parents as to justify the formulae

biennis × *muricata* = *muricata* and *muricata* × *biennis* = *biennis*. According to DE VRIES the hybrids are notably patroclinous in the morphology of the rosettes, in the color and morphology of the foliage, in the character of the branches whether straight (*biennis*) or nutant (*muricata*) and whether firm (*biennis*) or weak and susceptible to the *Botrytis* rot (*muricata*), in the color of the petals whether a dark yellow (*biennis*) or a lighter yellow (*muricata*), in the pubescence of the calyx, ovary and capsule. DE VRIES states that some characters, especially those of flower structure, are present in the hybrids as blends. Obviously the application of the term patroclinous is relative to the degree of resemblance and a plant with respect to certain characters may be more or less patroclinous according to the judgment of different observers. The attitude of DE VRIES has its chief interest with reference to the conditions reported by him in the double reciprocal, sesquireciprocal and iterative hybrids. These I shall not discuss until I have carried my own crosses into further generations.

At present in my studies I am impressed not so much by the patroclinous tendencies of the hybrids as by the fact that however far the resemblance of a character to the pollen parent may be manifest the hybrid does not appear to duplicate exactly the structure in question. Thus the two sets of the hybrid rosettes differ strongly from one another but are not exactly like either parent. The foliage of the hybrids does not duplicate the foliage of the pollen parents: there are differences in the size and proportions of the leaves and in the serration of the margins. Branches on the same plant may be both straight and nutant. The color of the foliage is variable over younger and older portions of a plant and the depth of color in the petals is variable in smaller and larger flowers on the same plant. The pubescence of the sepals, ovaries and capsules on my hybrids has appeared as a blend. Furthermore, the hybrids are certainly matroclinous in the length of the bracts relative to the length of the buds thus contradicting in the inflorescence the general patroclinous tendencies throughout the plants. And, as DE VRIES has noted, the flower structure presents blended relations of its parts in varying degrees. Thus to me the conclusion of greatest importance is the recognition of the influence of both parents in the hybrids even in structures where the patroclinous and matroclinous conditions are most conspicuous.

Two investigators have taken the patroclinous tendencies of the hybrids of *biennis* and *muricata* to mean that the characters concerned are absolutely identical with the same characters of the pollen parent.

GIGLIO-TOS (11) has found in the phenomenon confirmation of certain of his laws of hybridization. GOLDSCHMIDT (12) has suggested merogony as an explanation and has published an account which claimed that the female nucleus in the the embryo sac failed to fuse with the male and finally disintegrated leaving the male nucleus alone to initiate and carry forward the development of the embryo; a doubling of the chromosome number in the descendants from the male nucleus was assumed to take place at an early stage of embryo development. Neither of these authors appears to have been sufficiently familiar

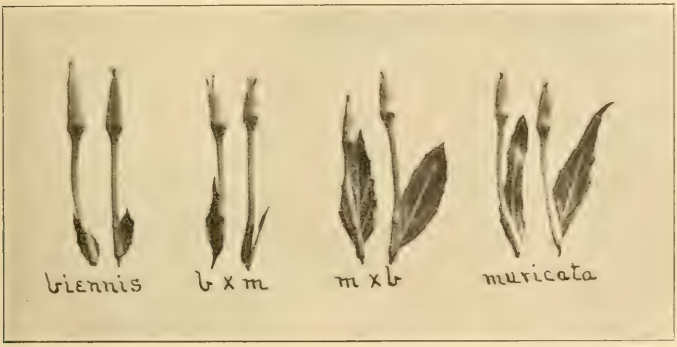


Fig. 16. Mature buds. *Biennis*, sepal tips long and slender, bracts $^1/_4$—$^1/_2$ length of the bud. *Muricata*, sepal tips shorter and thicker, bracts $^3/_4$—$^7/_8$ length of the bud. *Biennis* × *muricata*, matroclinous in having sepal tips long and slender, and bracts $^1/_3$—$^1/_2$ length of the bud. *Muricata* × *biennis*, matroclinous in having sepal tips shorter and thicker, and bracts $^2/_3$—$^3/_4$ length of the bud.

with the material to know that the patroclinous behavior does not mean absolute identity of structure and that in these crosses there is abundant evidence of hybrid organization even though partially obscured by their strong resemblance in certain characters to the pollen parents. The statements of GOLDSCHMIDT have since been refuted by his colleague RENNER (13) who reports normal fertilization in the hybrid *biennis* × *muricata* and an embryo with the normal diploid number of chromosomes.

It would seem premature to discuss at this time hypotheses which have been advanced by DE VRIES, or other views that may be suggested to explain the peculiarities of these hybrids. We shall shortly,

I trust, have information on the cytological conditions throughout the life history of the hybrids that may make it possible to understand their remarkable behavior. These reciprocals are of extraordinary interest only surpassed by the conclusions reported by DE VRIES for the double reciprocals, sesquireciprocals and iterative hybrids.

(2) Reciprocal Crosses between *Oenothera biennis* Linnaeus and *O. franciscana* Bartlett.

These reciprocal hybrids involved the Dutch biennis of the same parent stock as that employed in the cross with *O. muricata* where its description will be found. The other parent was a species recently isolated by BARTLETT (14) from among the oenotheras of the Pacific coast and named by him *Oenothera franciscana*. BARTLETT obtained the plant through seed collected at Carmel Beach, Monteray County, California, by Prof. CHARLES P. SMITH in 1905. BARTLETT has grown the plant through three successive years and found it stable. I had last summer (1913) a culture of 52 plants from self-pollinated seeds supplied by BARTLETT and noted no tendency to depart from the type. The plant has also come to me through seed collected in San Mateo County, California, by Miss ALICE EASTWOOD. From this wild seed I grew last summer 140 plants which were uniform and of the same general type as the descendants of the plant from Monteray County. It is probable that *Oenothera franciscana* is not uncommon in certain regions of California and it may prove to be widely distributed.

Mr. BARTLETT first called my attention to *Oenothera franciscana* as a plant having characters which in combination with those of the Dutch biennis might give hybrids very close to *O. Lamarckiana* DE VRIES, and in 1912 we made reciprocal crosses between the species, exchanging pollen by post so that he made the cross *franciscana* × *biennis* in his garden at Washington and I the reciprocal cross, *biennis* × *franciscana* in my garden at Philadelphia. The reciprocal hybrids from these pollinations, grown in my garden in 1913, furnished the material for this account.

I shall not in this paper discuss the points of resemblance of these hybrids to *Oenothera Lamarckiana* DE VRIES, further than to state that certain plants appeared to have all of the essential taxonomic characters of the small-flowered forms of *Lamarckiana*: they differed in relatively small plus or minus expressions of certain peculiarities. Another year further generations from some of these F_1 hybrids will

be grown in the hope of finding a sufficient range of variation to give material for selection towards the large-flowered *Lamarckiana* of DE VRIES. I expect to publish the results of these studies in a later paper accompanied by illustrations and giving detailed comparisons between the parent plants, and of the hybrids with the parent plants and with *Lamarckiana*.

In this paper I shall consider the hybrids only in comparison with one another and with the parents, making clear certain sharp distinctions between the reciprocal crosses and certain marked patroclinous tendencies towards the parents.

First a brief description of *Oenothera franciscana* Bartlett will be given that its points of contrast with *O. biennis* Linnaeus, described on pages 174 and 175 of this paper, may be made clear.

Cotyledons. 8—9 mm. long, broadly elliptical and long-petioled.

Young rosettes. A close cluster of elliptical leaves not so broad as those of *biennis* and with longer petioles.

Mature rosettes. 3·5—4·5 dm. broad. Leaves relatively longer and not so broad as those of *biennis*, less strongly crinkled but like *biennis* forming a close cluster. A marked tendency to send out side branches before the central shoot.

Mature plants. 1—1·2 m. high, taller than *biennis*. Central shoot surrounded by numerous long side branches from the rosette as in *biennis*. Stems with a heavy pilose covering, the long hairs arising from red papillae in sharp contrast to the sparsely pilose and wholly green stems of *biennis*.

Foliage. Leaves elliptical, narrower and shorter than those of *biennis*, irregularly toothed, crinkled.

Inflorescence. Bracts $^1/_3$—$^1/_2$ length of mature buds, somewhat narrower than those of *biennis*. Younger buds projecting beyond the bracts.

Mature buds. 8·5—9 cm. long. Cone 3·2—3·5 cm. long, strongly 4-angled. Sepals tinged with red in broad lengthwise bands and never wholly green as in *biennis* Sepal tips 5—6 mm. long and thick. Pubescence of sepals and ovaries very heavily pilose and puberulent. Papillae on ovary colored red.

Petals. 3—3·5 cm. long, light yellow.

Stigma lobes. 4—5 mm. long, from 5—7 mm. above the tips of the anthers.

Capsules. 2·8—3 cm. long, heavily pilose and puberulent.

The reciprocal crosses between *biennis* and *franciscana* were grown in 1913. From 652 seeds of *franciscana* × *biennis* a total of 328 seedlings were obtained, the seed pans being kept 4—7 weeks. About $^1/_2$ of the seedlings and rosettes were strongly etiolated and weak, ranging through intermediates of light green to rosettes of normal color and strength. I have never before met with a large group of etiolated rosettes in an F_1 generation, and have no explanation of the phenomenon to suggest unless it be possible that the pollen of *biennis* sent

in unopened buds to Washington in making the cross may have deteriorated during the two or three days before it could be applied. All of the rosettes of normal color and strength were set out and some of a lighter shade of green, a total of 165 plants constituting culture 13·35, *franciscana* × *biennis*. Of these, 49 rosettes in the group lighter in color failed to develop shoots during the summer but, nevertheless, grew into large rosettes which bid fair to survive the winter. I obtained about 90 plants that put forth strong central shoots and numerous side branches from the rosettes; the remainder were less vigorous in their development. From 381 seeds of the cross *biennis* × *franciscana* 167 seedlings were obtained, the seed pans being kept 6—7 weeks. The seedlings were all normal in color and similar to one another. From these 150 plants were brought to maturity (1 dwarf excepted), forming the culture 13·36, *biennis* × *franciscana*. The characters of these reciprocal crosses are as follows:

13·35, *franciscana* × *biennis*.

Cotyledons. About 6 mm. long, broad at base and short-petioled, similar to *biennis*.

Young rosettes. Leaves broadly-elliptical or ovate, short-petioled, resembling *biennis*.

Mature rosettes. 4—4·5 dm. broad. Leaves broadly-elliptical or spatulate, strongly crinkled. Clear evidence of a blend in the form of the leaves with, however, patroclinous tendencies. Matroclinous in the tendency to send out side branches before the central shoot.

Mature plants. About 1 m. high. Numerous side branches from the rosette in length almost equal to the central shoot, resembling *biennis*. Stem with a much less heavy pubescence as in *biennis*, the long hairs arising from red papillae (green in biennis).

Foliage. Leaves more broadly-elliptical but not so broad or so long as those of *biennis*. Patroclinous although clearly somewhat of a blend.

Inflorescence. Bracts $^1/_4$—$^1/_2$ length of mature buds, relatively broad as in *biennis*.

Mature buds. 6·5—7 cm. long. Cone less strongly 4-angled. Sepals tinged with red, varying in its depth of color; sepal tips slender as in *biennis*. Pubescence of

13·36, *biennis* × *franciscana*.

Cotyledons. 7—8 mm. long, broad at base and long-petioled, more like *franciscana*.

Young rosettes. Leaves narrow-elliptical, long-petioled, resembling *franciscana*.

Mature rosettes. 3·5—4 dm. broad. Leaves narrow-elliptical or spatulate, less crinkled or almost plane. More strongly patroclinous in the form of the leaves and the lesser degree of their crinkling. Matroclinous in promptly sending up the central shoot.

Mature plants. About 1·2 m. high. Numerous side branches from the rosette, shorter relative to the length of the central shoot, resembling *franciscana*. Stem with a pubescence almost as heavy as in *franciscana*, the long hairs arising from red papillae.

Foliage. Leaves more narrowly-elliptical but broader and longer than those of *franciscana*. Patroclinous although clearly somewhat of a blend.

Inflorescence. Bracts $^1/_3$—$^1/_2$ length of mature buds, more narrow as in *franciscana*.

Mature buds. 6·5—7 cm. long. Cone strongly 4-angled. Sepals tinged with red varying in its depth of color; sepal tips thick as in *franciscana*. Pubescence

sepals much less heavy, resembling that of *biennis*.
Petals. 2·1—2·4 cm. long.
Stigma lobes. 6—7 mm. long, varying from slightly above to slightly below the tips of the anthers, longer than those of either parent.
Capsules. 2—2·8 cm. long, shorter and less heavily pubescent, resembling *biennis*. Papillae red.

of sepals very heavy resembling that of *franciscana*.
Petals. 2·3—2·5 cm long.
Stigma lobes. 6—7 mm. long, varying from slightly above to slightly below the tips of the anthers, longer than those of either parent.
Capules. 2·2—3 cm. long, longer and more heavily pubescent, resembling *franciscana*. Papillae red.

It is clear that the reciprocal crosses of *biennis* and *franciscana* present a situation similar to that described for the reciprocals of *biennis* and *muricata*. The reciprocal crosses exhibit striking contrasting differences and in certain characters strongly resemble the pollen parents. The points of greatest contrast are (1) in the leaf forms of the young and old rosettes and in the degree of crinkling, (2) in the degree of pubescence on the stems, sepals, and capsules, (3) in the size and habit of the mature plants, and in the forms of the foliage and bracts, (4) in the character of the sepal tips and in the form of the bud cone, (5) in the length of the capsules. The flower structure of the hybrids, with a somewhat wide range of variation, does not present very striking differences in the size of the petals or in the position of the stigma relative to the tips of the anthers although the parents in these characters offer sharp contrasts.

The patroclinous tendencies are expressed most strongly in the contrasting characters listed in the paragraph above. The hybrids proved to be matroclinous in the time of the appearance of the side branches from the rosette relative to the growth of the central shoot. The influence of the maternal parent upon the hybrids was apparent even when characters were most strongly patroclinous and I found no certain evidence that any parental character is ever exactly duplicated in the hybrid except that of red coloration considered below.

In one character there was presented a form of relative dominance of *franciscana* over *biennis*. The red coloration of the stem papillae and of the sepals conspicuous in *franciscana* and absent in *biennis*, was exhibited by both hybrids. Thus *franciscana* × *biennis* was matroclinous with respect to these color characters and *biennis* × *franciscana* was patroclinous. The depth of red in the sepals of the hybrids varied somewhat widely, in some plants being much lighter than that of the parent *franciscana* and in other plants being fully as dark. The relative numbers of papillae over the stems of the hybrids followed

closely the conditions of the pollen parents but the coloration appeared to be uniformly red as in *franciscana*. This is the first instance in my experience with hybrids of *Oenothera* where a character of one parent has appeared as dominant in the Mendelian sense. It is noteworthy that this should be a character of color. GATES ('12) has reported dominance of red in crosses between *O. rubricalyx* and certain other oenotheras with a segregation in the F_2 generation, and HERIBERT-NILSSON ('12) found similar behavior of anthocyan coloration in his extensive studies on forms of *Lamarckiana* and its derivatives. I shall follow with interest the behavior in the F_2 of the red coloration of the sepals and papillae in the hybrids between *biennis* and *franciscana*.

The reciprocals of *biennis* and *franciscana* differed strikingly from those of *biennis* and *muricata* in being conspicuously vigorous, in producing abundant pollen, in maturing a large yield of seed, and in having a long flowering season. There was no evidence of diminished vigor and the prospects of obtaining a large progeny in later generations seems good. The cross may then prove to be exceptionally favorable in comparison with the results reported by DE VRIES for hybrids of *biennis* and *muricata*. The hybrids of *biennis* and *franciscana* exhibit strong patroclinous tendencies in the morphology of the rosettes, in the pubescence of the stem, sepals and capsules, in the habit, foliage and bracts of mature plants, in the form of the sepal tips, and in the length of the capsules. Here is excellent material for examination through the progeny of the selfed reciprocals, double and sesquireciprocals, and in the iterative hybrids; they will form the subjects of future studies.

(3) Reciprocal Crosses between *Oenothera biennis* Linnaeus and *O. grandiflora* Solander.

My observations on these reciprocal hybrids are based on cultures grown in 1912 of crosses between the Dutch *biennis* of the same stock employed in the studies previously described in this paper and a race of *grandiflora* from wild seed collected at Dixie Landing, Alabama. The *grandiflora*, known as *grandiflora* D in my cultures, has been described in an earlier paper (DAVIS '11, p. 205—207) chiefly in relation to certain American oenotheras at that time designated in my cultures as *biennis* A and *biennis* B. These two forms, *biennis* A and B, are essentially the same and very different from the Dutch *biennis* (*O. biennis* Linnaeus); they must eventually be given another name.

The race *grandiflora* D is representative of the broader-leaved forms of *grandiflora*.

It is only necessary at this time to give such characters of *grandiflora* D as offer the most striking points of contrast to those of the Dutch *biennis*, which characters may be compared with the description of the latter species to be found on pages 174 and 175 of this paper.

Mature rosettes. 2—2·5 dm. broad. A loose cluster of broadly-elliptical leaves, irregularly and sometimes deeply toothed at the base, with reddish blotches and but slightly crinkled (see DAVIS '11, Fig. 6). The rosettes are transitory sending up very quickly the central shoot and consequently under favorable conditions strictly annual.

Mature plants. 1·5—2 m. high. A strong central shoot frequently with long branches from the base of the plant, generally profusely branched above (see DAVIS '11, Fig. 7). Stems reddish, green only at their tips, papillae following the color of the stem.

Foliage. Leaves below ovate or broadly-elliptical, scarcely half the length of the leaves of *biennis*.

Inflorescence. Bracts $^1/_4$—$^1/_2$ length of the mature buds, broadly-lanceolate, persistent so that the fruiting branches remain leafy (see DAVIS '11, Fig. 8); those of *biennis* are likely to lose their bracts. Buds less closely set in the spike than in *biennis*.

Mature buds. 9—10 cm. long. Cone 4—5 cm. long, scarcely angled. Sepals marked with reddish spots and blotches. Sepal tips 9—12 mm. long, very slender (see DAVIS '11, Fig. 4).

Petals. 3·3—3·5 cm. long (see DAVIS '11, Fig. 8). Flowering period late in the season (*biennis* flowers early).

Stigma lobes. 6—7 mm. long, generally 2—5 mm. above the tips of the anthers; those of *biennis* are usually about 3 mm. below.

Capsules. 2·5—3 cm. long.

From 261 seeds of the cross *grandiflora* × *biennis* 170 seedlings were obtained from seed pans kept for 5 weeks; 131 plants (culture 12·48) were brought to maturity. In the reciprocal cross, *biennis* × *grandiflora*, 174 seeds gave after 5 weeks in the seed pans 120 seedlings of which 112 plants matured (culture 12·49). The two cultures presented the following contrasting characters:

12·48, *grandiflora* × *biennis*.

Mature rosettes. Leaves broader and with shorter petioles, and consequently somewhat more closely clustered (a patroclinous tendency). Clear evidence of a blend of the parental characters. Some rosettes heavily blotched with red, some almost clear green. Patroclinous in the delayed appearance of the central shoot.

12·49, *biennis* × *grandiflora*.

Mature rosettes. Leaves narrower and with longer petioles, and consequently somewhat more loosely clustered (a patroclinous tendency). Clear evidence of a blend of the parental characters. Some rosettes heavily blotched with red, some almost clear green. Patroclinous in quickly sending up the central shoot.

Mature plants. About 1·2 m. high, patroclinous. Few long side branches from the rosette but these relatively longer than in the reciprocal, although not so long as in *biennis* (Fig. 17). Stems more red than in the reciprocal, in color intermediate between the parents.

Foliage. Leaves broadly-elliptical, broader than in the reciprocal, but not so large as in *biennis*. Patroclinous although clearly a blend.

Mature plants. About 1·7 m. high, patroclinous. Few long side branches from the rosette but these relatively shorter than in the reciprocal, although much shorter than in *grandiflora* (Fig. 18). Stems less red than in the reciprocal, in color intermediate between the parents.

Foliage. Leaves elliptical, narrower than in the reciprocal, but larger than in *grandiflora*. Patroclinous although clearly a blend.

Fig. 17. Mature plant of hybrid, *grandiflora* × *biennis*. A foliage of broadly-elliptical leaves in form patroclinous. Compare with Fig. 6, and contrast with Fig. 18.

Inflorescence. As denser spike, the bracts inclined to fall off, patroclinous.

Buds. 7—8 cm. long. Sepals frequently with faint reddish spots showing influence of the maternal parent. Sepal tips more attenuate, somewhat matroclinous.

Inflorescence. A looser spike, bracts persistent becoming leaf-like, patroclinous.

Buds. 6·5—7 cm. long. Sepals generally green showing the influence of the maternal parent. Sepal tips less attenuate, somewhat matroclinous.

Fig. 18. Mature plant of hybrid. *biennis* × *grandiflora*. A foliage of elliptical leaves, narrower than in the reciprocal cross, in form patroclinous but with clear evidence of *biennis* influence.
Contrast with Fig. 17.

Petals. 2·3—3 cm. long. Patroclinous in flowering early in the season.

Stigma lobes. 2—3 mm. below the tips of the anthers, patroclinous.

Capsules. 2—2·2 cm. long, patroclinous as to size.

Petals. About 2 cm. long. Patroclinous in flowering later in the season.

Stigma lobes. On a level with or slightly above tips of anthers, patroclinous.

Capsules. 2·5—3 cm. long, patroclinous as to size.

As in the crosses previously considered the reciprocal hybrids of *biennis* and *grandiflora* in certain characters strongly resemble one or the other of their parents and show corresponding points of contrast when compared with one another. They resemble the pollen parent and are consequently patroclinous (1) in the morphology of the rosettes and in the relative promptness with which the rosettes sent up their central shoots, (2) in the height and branching habit of the mature plants, (3) in the form of the leaves, (4) in the morphology of the inflorescence, (5) in the position of the stigma relative to the anthers, (6) in the time of flowering, (7) in the length of the capsules. A matroclinous tendency was exhibited in the form of the sepal tips, and in the greater amount of anthocyan pigmentation on the stem and sepals of the hybrids from seed developed on *grandiflora*.

Here, as in the other crosses, I have failed to find certain evidence that any character of the pollen parent appears in the hybrids in absolutely pure form. Apparently there can always be discovered some evidence of the influence of both parents in the modified expression of the characters examined even where patroclinous or matroclinous tendencies are most strongly shown.

The behavior of anthocyan in the hybrids of *biennis* and *grandiflora* was not so sharply defined as in the crosses between *biennis* and *franciscana*. The coloration was expressed in varying degrees and was sometimes absent in structures where its presence was to be expected. Thus some rosettes of both reciprocals were almost clear green although those of the *grandiflora* parent are usually heavily blotched with red. This is difficult to explain on the Mendelian theory of dominance except on the supposition that this race of *grandiflora* is heterozygous for anthocyan coloration and forms some gametes carrying few or none of the factors responsible for this character. It is true that *grandiflora* exhibits much variation in the amount of anthocyan pigmentation, but the race employed in this study has always produced plants that are well colored.

The hybrids of *biennis* and *grandiflora* are vigorous and produce an abundant yield of seed over a long flowering season. The parents, however, do not lend themselves so readily to the comparison of contrasting characters and for this purpose the cross is not so favorable as that between *biennis* and *franciscana*.

(4) Reciprocal Crosses between *Oenothera muricata* Linnaeus and *O. gigas* de Vries.

This is a cross upon which I have been at work for three years but I have met with serious difficulties in the apparently very common sterility of the F_1 hybrids. It is an exceedingly attractive cross to make because the parents differ so widely in the expression of their characters and because *gigas* having 28 chromosomes and *muricata* 14 the hybrids should present exceptionally interesting material for cytological study.

My first cross was a race of *muricata* from Woods Hole, Massachusetts (*muricata* W) pollinated by *gigas*, the F_1 generation being grown in 1909; the reciprocal of this cross was not made at that time. This culture is described in the first of my "Genetical Studies on *Oenothera*" (Davis '10, p. 109). It consisted of 12 plants of which 6 inclined towards the *muricata* parent and 6 showed a greater resemblance to *gigas*. Both groups presented their characters as intermediate between the parents and therefore no character of either parent was duplicated in the hybrids. At the time they seemed to me to illustrate the phenomenon of "twin hybrids" reported by de Vries for numerous crosses between species of the *Onagra* group and *Lamarckiana* or one of its derivatives.

The differences between the two groups (6 + 6) of this cross (*muricata* W × *gigas*) were chiefly those of habit and foliage. The 6 plants that resembled *gigas* most strongly had rosettes of broader leaves, conspicuously crinkled, but the leaves were not so broad as those of *gigas*. At maturity these plants presented a more stocky *gigas*-like habit with broader, crinkled leaves, but these leaves also were relatively not so broad as those of *gigas*. The 6 plants that inclined towards *muricata* had rosettes of narrower, plane leaves, but these were broader than those of *muricata*. At maturity the plants were less stocky and had a foliage of narrower leaves although they were both longer and 2—3 times broader than those of *muricata* W. In the inflorescence, flowers, and capsules, patroclinous and matroclinous tendencies were less evident, the form and measurements of the structures being intermediate between the parents, except that the flowers in size were below the mean of the parents and therefore closer to *muricata* although larger than in this species.

This first cross, *muricata* W × *gigas*, has given, I believe, the only hybrids between these species, so far grown, that have proved fertile

when selfed. De Vries ('13, p. 181) reports that attempts to self-pollinate reciprocal crosses between the Dutch *muricata* and *gigas* have proved ineffective and my later experiments have so far failed in the attempt to obtain seed from the F_1 hybrids. In my last effort (1913) I adopted a suggestion of Prof. De Vries and grew reciprocal hybrids between the Dutch *muricata* and *gigas* in a soil treated with bone meal about 1 kilo-

Fig. 19. Rosette of hybrid, 12·12 ga, *gigas* × *muricata* W, nearly mature, leaves somewhat crinkled in older rosettes. Clearly a blend of parental characters.

gram to each square meter, but, although the cultures were vigorous and flowered very freely, I obtained no seed after numerous self-pollinations. Although there is much evidence that this self-sterility of the F_1 hybrids between *muricata* and *gigas* is due to physiological causes rather than to peculiarities of gametic constitution it is not clear where the difficulties lie.

My second study also involved the race of *muricata* from Woods Hole. A cross 12·12 *gigas* × *muricata* W gave a very small yield of

seeds most of which were obviously ill developed. From the contents of 6 capsules, 138 seeds (?), only 11 seedlings were obtained in seed pans kept for 8 weeks; these 11 plants were brought to maturity. The reciprocal cross 12·13 *muricata* W · *gigas* yielded a somewhat better harvest; 8 capsules gave about 900 seeds (?), but only 85 seedling

Fig. 20. Mature plant of hybrid, 12·12 ga, *gigas* × *muricata* W, habit and foliage intermediate between the parents. At the left is shown a dwarfed plant, 12·12 ma, differing from its sister, 12·12 gá, chiefly in reduced vigor.

developed after 8 weeks: 40 plants were brought to maturity. The plants of these two reciprocal crosses were so similar to one another, except for 4 individuals, that I was unable to find distinguishing peculiarities of importance. They presented the characters of the parents closely intermediate and without marked patroclinous or matroclinous tendencies, except in the 4 peculiar plants to be described later.

The plants were apparently completely sterile when selfed and also sterile when reciprocally crossed. My data on this matter is as follows:— plant 12·12ga, 26 times selfed, 29 times pollinated by 12·13ga; plant 12·12ma, 31 times selfed, 19 times pollinated by 12·13ga: plant 12·13ga,

Fig. 21. Inflorescence of hybrid, 12·12 ga, *gigas* × *muricata* W., resembling more closely the *gigas* parent but with clear evidence of *muricata* influence. At the right is a leaf from the base of the main stem.

24 times selfed, 19 times pollinated by 12·12ga, plant 12·13ma, 5 times selfed, 7 times pollinated by 12·12ga. These hand pollinated flowers, 160 in all, failed to develop a single capsule, the ovaries shriveling and falling off. These plants, however, as well as all others in the culture

when insect pollinated developed capsules with seeds in abundance. This shows that the self-sterility was not due to abnormalities in the ovules but must be concerned either with the male gametes or with a failure on the part of the pollen tubes to reach the embryo sacs.

A brief description will now be given of the plants in the reciprocal crosses considered above, 12·12 *gigas* × *muricata* W, and 12·13 *muricata* W × *gigas*. The 4 exceptional plants in these cultures will be treated separately.

Mature rosettes. Leaves broadly spatulate (Fig. 19), somewhat crinkled in older rosettes clearly a blend of parental characters. A slightly darker shade of green in 12·12 than in 12·13 and consequently somewhat patroclinous in color.

Mature plants. About 1·5 m. high, somewhat taller in 12·13; long branches from the base of the plants (Fig. 20). In habit intermediate between the parents.

Foliage. Leaves similar in both crosses, crinkled, broader than those of *muricata*, but longer than those of *gigas* (Figs. 20, 21). In form closely intermediate between the parents.

Inflorescence. Bracts $^1/_4$—$^1/_2$ length of mature buds, lanceolate, broad at the base (Fig. 21). Inflorescence in both cultures resembling more closely the *gigas* parent but with clear evidence of *muricata* influence.

Mature buds. About 7 cm. long. Cone stout, 4-angled (Fig. 21). Sepals green or with faint reddish streaks. Sepal tips relatively short and thick. In both form and size the buds are closely intermediate between the parents.

Petals. 2·2—2·4 cm. long. In size somewhat below a mean between the parents and therefore inclining towards *muricata*.

Stigma lobes. Slightly below the tips of the anthers thus resembling *muricata*.

Capsules. Developed when open pollinated. In form intermediate between the parents but smaller than the mean.

There remain for consideration 4 exceptional plants present in cultures 12·12 and 12·13. The first of these, 12·12 ma, was evidently a dwarfed form differing from its 10 sister plants chiefly in reduced vigor. This plant is shown in Fig. 20 at the left of the type representative of the cross. It was a shorter plant, sparsely branched, and with reduced foliage, but the inflorescence, buds, and flowers presented the characters of the culture as a whole. The cross 12·12, *gigas* × *muricata* W, could not then be said to show more than one type of hybrid. Somewhat different was the situation in culture 12·13, *muricata* W × *gigas*. Among the 40 rosettes of this cross 3 plants were early distinguished by their very narrow leaves, which in the mature rosettes (Fig. 22) were similar in form to those of *muricata*. The mature plants, 1—1·3 m. high, were shorter than the sister plants constituting the mass of the culture, and sparsely branched. In 1 plant, 12·13 ma, the foliage continued to be narrow-leaved, but the other 2 plants outgrew this condition of their rosettes and developed a broad-

leaved foliage similar to that of the culture as a whole. Buds and flowers of all 3 plants agreed closely with the mass of the culture. Thus in this culture, 12·13 *muricata* W × *gigas*, as in the same cross grown in 1909 there were presented two groups of plants but the narrow-leaved type was perfectly represented by only one individual since the other two plants outgrew largely the indications of their rosette stages. The presence of these two transitional or intermediate

Fig. 22. Rosette of hybrid, 12·13 ma, *muricata* W × *gigas*. A plant with narrow leaves similar in form to those of *muricata*, compare with Figs. 4 and 5. This type of rosette was represented by 3 individuals in a culture of 40 plants, the mass of which presented broad-leaved rosettes of the form shown in Fig. 19.

plants suggests that the differences between the extremes of the culture may not be of the character to be expected when distinct classes of hybrids are formed.

My last crosses between *muricata* and *gigas* were grown in 1913, the *muricata* parent being of the race from Holland, isolated by DE VRIES, and designated in my cultures as *muricata* H. As has before been stated these cultures were set out in a bed treated with bone

meal, about 1 kilogram to the square meter, but even with this special care the cultures proved absolutely sterile when selfed (105 trials) and my experience with respect to the sterility of this cross was the same as that of DE VRIES ('13, p. 181). From *gigas* pollinated by *muricata* I obtained very small, shrunken seeds (?) obviously abortive. Some 1300 of these structures were sown with the result that only 1 plant, 13·31a, was obtained from seed pans kept 6—7 weeks. The reciprocal cross, *muricata* × *gigas*, yielded seeds of healthy appearance and from 224 of these, in seed pans for 5—7 weeks, culture 13·32 was obtained of 42 plants.

The single plant 13·31a, *gigas* × *muricata* H, and the 42 plants in culture 13·32, *muricata* H × *gigas*, proved to be similar to one another. They were also essentially indistinguishable from the broader-leaved hybrids previously described in which the *muricata* parent was of the race from Woods Hole. There were no narrow-leaved forms among the 42 plants of culture 13·32, *muricata* H × *gigas*, such as have been noted by DE VRIES ('13, p. 181) for the same cross and such as appeared in my earlier studies in which the *muricata* from Woods Hole was involved. Perhaps the small number of plants in the culture did not happen to include any representatives of the narrow-leaved types.

General Considerations.

The reader of this account will have noted that in the descriptions of the reciprocal crosses the terms patroclinous and matroclinous have throughout been used in a relative sense. I have observed no certain evidence that a morphological character of either species in a cross is passed on to the F_1 hybrids exactly as it is represented in one or the other of the parents. Even where the resemblance to one of the parents has been strongest, I have always found some trace of the influence of the other species. Therefore when the terms patroclinous and matroclinous have been employed to designate a condition in the hybrids the meaning has always been that of strong resemblance but not for a perfect duplication of the characters concerned. The resemblance of a character in a hybrid to that of one of the parents may be very striking, but I am not convinced that the exact duplication of a character is ever attained in the material under consideration.

With respect to the characters of morphology it has usually not been difficult to find evidence of the influence of both parents however

strong the patroclinous and matroclinous tendencies. With respect to the behavior of anthocyan coloration a critical study of the hybrids has been puzzling since it is extremely difficult, with this character exhibiting wide fluctuations, to judge of its expression in the hybrids, whether absolutely dominant or whether present in a modified intensity that would signify a blend. The behavior can I think be most satisfactorily studied in the coloration of the papillae upon the stem, as presented in the hybrids of *biennis* and *franciscana*, and I shall hope to give it further attention.

It is, however, noteworthy that patrocliny and matrocliny are very striking phenomena in these hybrids of *Oenothera* and demand an explanation which is not yet evident. We have seen that merogony (Goldschmidt '12) will not serve as an explanation for the reason that the products of the crosses are undoubtedly true hybrids as shown by a critical examination of their characters and because the cytological data so far at hand (Renner '13) clearly point to a normal process of fertilization. If any of the characters of the hybrids exactly duplicated those of either parent we might think them examples of sex-limited inheritance, but the evidence is not convincing that exact duplication is ever attained even in the most extreme cases of patrocliny.

There seems at present to be left to us only that vague conception of prepotency which is really no explanation although it serves at least to name the phenomenon. There is in these hybrids a strong prepotency of the male parent over the female although this does not affect all of the characters for we have noted conspicuous matroclinous tendencies most strikingly illustrated in the inflorescence of the crosses between *biennis* and *muricata*. An important feature of this prepotency lies in the fact that it is not a peculiarity of certain individuals of the same sex, but that it is a prepotency of one species over another with respect to the characters concerned. Cytological investigations may give us the explanation of the problems involved and the results of such studies will be awaited with great interest.

Literature Cited.

Bartlett, H. H., 1913: The Delimitation of *Oenothera biennis* L. Rhodora, Vol. XV, p. 48, 1913.

Bartlett, H. H., 1914: *Oenothera franciscana* and *O. venusta* spp. novv. Rhodora Vol. XVI, p. 33, 1914.

Davis, B. M., 1910: Notes on the Behavior of Certain Hybrids of *Oenothera* in the First Generation. Amer. Nat., Vol. XLIV, p. 108, 1910.

Davis, B. M., 1911: Some Hybrids of *Oenothera biennis* and *O. grandiflora* that resemble *O. Lamarckiana*. Amer. Nat., Vol. XLV, p. 193, 1911.

de Vries, Hugo, 1911: Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. and *Oenothera muricata* L. Biol. Centbl., Vol. XXXI, p. 97, 1911.

de Vries, Hugo, 1913: Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913.

Gates, R. R., 1912: Mutations in Plants. Botanical Journal, October 1912.

Giglio-Tos, E., 1911: Les dernières expériences du Prof. de Vries et l'éclatante confirmation de mes lois rationnelles de l'hybridisme. Biol. Centralbl., Vol. XXXI, p. 417, 1911.

Goldschmidt, R., 1912: Die Merogonie der *Oenothera*-Bastarde und die doppeltreziproken Bastarde von de Vries. Archiv Zellforsch., Vol. IX, p. 331, 1912.

Heribert-Nilsson, N., 1912: Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zeitsch. ind. Abstam.- und Vererbungslehre, Vol. VIII, p. 89, 1912.

Renner, O., 1913: Über die angebliche Merogonie der *Oenothera*-Bastarde. Ber. deut. bot. Gesell., Vol. XXXI, p. 334, 1913.

Zur Kritik des Mendelismus.

Von **Dr. Birger Kajanus,** Landskrona (Schweden).

(Eingegangen am 17. Februar 1914.)

In der neuen Auflage seiner berühmten „Erblichkeitslehre" sagt JOHANNSEN[1]): „Es läßt sich nicht leugnen, daß der Mendelismus jetzt an eine kritische Epoche gelangt ist — denn die vielen Hilfshypothesen, die jetzt nötig werden, um ‚Perturbationen' und ‚Ausnahmen' wegzuerklären, sind nicht des guten": trotzdem gestaltet sich aber sein ganzes Buch zu einer strahlenden Apotheose des Mendelismus und seiner Grundlagen. Nach eigenen Worten muß nun JOHANNSEN bei seiner früheren Auffassung der genotypischen Elemente bleiben, „erstens, weil alle einschlägigen wirklich analysierten experimentellen Untersuchungen damit stimmen, zweitens, indem deutlicherweise der ganze Mendelismus — den Forschern bewußt oder unbewußt — auf dieser Auffassung fußt und sie durch ihre Resultate wieder bestätigt"[2]).

Die von vielen Forschern vertretenen lamarckistischen Anschauungen hält JOHANNSEN für vollständig absurd, denn „in der Wirklichkeit ist es so, daß das vermeintliche Tatsachenmaterial, mit welchem der Neo-Lamarckismus arbeitet, nicht vor der Kritik der exakten Erblichkeitsforschung bestehen kann. — Sogar die Potenzlehre, die moderne Ablöserin der Vorstellung ‚unreiner Spaltung', hilft offenbar nicht"[3]). Dagegen soll die Entdeckung gleichsinniger Faktoren eine äußerst wichtige Erweiterung und Vertiefung des Mendelismus bedeuten; die Richtigkeit der Hypothese einer Polymerie bei vielen Eigenschaften soll nun angeblich auch über allen Zweifel erhaben sein.

Ich will einige Fälle, die das Vorhandensein gleichsinniger Faktoren beweisen sollen, kritisch analysieren, jedoch in etwas anderer Weise,

[1]) W. JOHANNSEN: Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 2. Aufl., Jena 1913, S. 612 und 581.

[2]) Op. cit. S. 634.

[3]) Op. cit. S. 432 und 634.

als dies gewöhnlich geschieht. Ich gehe dabei von dem als Schulbeispiel häufig benutzten Fall Nilsson-Ehles von Trimerie der roten Kornfarbe bei Weizen aus. „Für den sogenannten ‚schwedischen Sammetweizen' ist es unzweifelhaft, daß alle drei erwähnten Dominanten vorhanden sind", heißt es bei Johannsen[1]). Die Sachlage ist die folgende[2]).

Nilsson-Ehle erzielte nach Kreuzung einer „weiß"körnigen Sorte mit dem „rot"körnigen Sammetweizen eine durchweg rotkörnige F_2-Generation (78 + 30 + 49 + 31 + 86 + 110 = 384 Individuen). Eine Linie (a) wurde in F_3 verfolgt, wobei Körner von allen 78 Individuen ausgesät wurden. Von den gezogenen Beständen enthielten 50 nur rotkörnige Pflanzen, während die übrigen in verschiedener Weise spalteten. Es entstand nämlich folgende Reihe von relativen Zahlen zwischen rotkörnigen und weißkörnigen Pflanzen: 2,5, 3,0, 3,1, 3,2, 3,2, 3,7, 4,1, 4,5, 8,4, 9,6, 10,0, 12,5, 13,0, 13,5, 13,7, 14,0, 18,5, 19,7, 20,0, 21,0, 23,5, 24,0, 26,0, 42,0, 45,0, 51,0, 61,0, 62,5. Auf Grundlage dieser Reihe nimmt nun Nilsson-Ehle das Vorhandensein von drei selbständigen Anlagen für die rote Kornfarbe an; die beobachteten Spaltungen betrachtet er nämlich teils als monomer (2,5—4,5), teils als dimer (8,4—26,0), teils als trimer (42,0—62,5); durch seine Verteilung werden 8 Spaltungen zum ersten, 15 zum zweiten und 5 zum dritten Typus geführt. Die so erhaltenen Gruppenzahlen werden zur Übereinstimmung mit den laut der Hypothese berechneten dadurch gebracht, daß 5 der anscheinend konstanten Bestände zur Gruppe der trimeren gezogen werden.

Ich bin indessen der Ansicht, daß die Trimerie der betreffenden Kreuzung durchaus nicht bewiesen ist: man kann nämlich in folgender Weise denken. Das Verhalten der zweiten Generation wurde als eine trimere Spaltung betrachtet, obgleich kein einziges weißkörniges Individuum auftrat; daraus folgt, daß anscheinend konstant rotkörnige Bestände mit nur 78 (oder 110) Individuen in dieser Kreuzung nicht unbedingt als konstant gerechnet werden können. Von den 50 anscheinend konstanten Beständen der dritten Generation haben nur 7 mehr als 78 (und nur 2 mehr als 110) Individuen; für sicher konstant dürfen demnach nicht mehr als 7 (oder 2) gehalten werden. Nimmt man nun an, daß jede der 43 (oder 48) kleineren Nachkommenschaften noch eine Pflanze enthalten hätte, und daß diese weißkörnig gewesen

[1]) Op. cit. S. 553.

[2]) H. Nilsson-Ehle: Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen, I; Lunds Univ. Årsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 5, Nr. 2, Lund 1909 (Diss.), S. 67—73.

wäre (was auf Basis der Erklärung von F_2 zulässig ist), dann wird die Verteilung der Bestände Gruppen ergeben, die durchaus nicht mit der Hypothese der Trimerie zusammenpassen.

Die betreffende Aufspaltung der dritten Generation kann meiner Meinung nach als eine ganz unregelmäßige betrachtet werden, besonders wenn man damit rechnet, daß viele der anscheinend konstanten Bestände bei größerer Zahl der Pflanzen sich als spaltend erwiesen hätten. Ich gehe dabei von der arithmetischen Reihe 1—101 aus. Ich setze die Zahlen 3, 15 und 63 als Ausgangspunkte und gruppiere die beiderseitigen Zahlen so, daß zu jeder Gruppe von beiden Seiten der Ausgangspunkte gleich viele Zahlen mitgenommen werden, bis die Gruppen einander tangieren. Ich bekomme dann die Gruppen 1—5, 6—24, 25—101. Ich addiere die Zahlen jeder Gruppe und dividiere mit der Anzahl der in derselben eingehenden Zahlen; ich bekomme dadurch 3, 15 und 63 als Durchschnittszahlen. Falls nun die Spaltungen einer Reihe von Beständen im Falle einer Unregelmäßigkeit nicht eine einfache und lückenlose Reihe bilden, sondern eine diskontinuierliche Reihe entsteht, die zudem eine Wiederholung einiger Spaltungen zeigt, so kann ein vollkommen unregelmäßiger Spaltungsverlauf leicht den Anschein einer mendelistisch erklärbaren Reihe bekommen, vor allem wenn der Umfang der Spaltungsvariationen nicht a priori fixiert ist.

In der Tat scheint es für die Variationsweite der Spaltungsverhältnisse keine Grenzen zu geben, wenn man nach vorliegenden mendelistischen Auseinandersetzungen urteilt. Dies geht u. a. aus folgenden Beispielen hervor.

Bei Kreuzung einer anderen rotkörnigen Weizensorte mit derselben weißkörnigen Sorte konstatierte Nilsson-Ehle[1]) in F_2 Spaltung in rot und weiß, in einem Falle im Verhältnis 6,7 : 1, in einem anderen im Verhältnis 14,7 : 1. Beide Fälle werden als dimere Spaltungen aufgefaßt. Die letztere Linie wurde in F_3 vollständig verfolgt; von 88 Beständen nach rotkörnigen F_2-Pflanzen enthielten 40 ausschließlich rotkörnige Pflanzen, während die übrigen in rot und weiß laut folgenden relativen Zahlen spalteten: 1,8, 2,0, 2,0, 2,8, 2,9, 3,0, 3,0, 3,0, 3,2, 3,3, 3,3, 3,6, 3,6, 4,0, 4,1, 4,2, 5,2, 5,3, 6,0, 6,0, 6,5, 6,5, 7,0, 7,2, 8,4, 8,7, 12,0, 13,0, 13,5, 13,7, 14,0, 16,0, 16,0, 16,0, 18,0, 18,0, 19,0, 19,5, 21,5, 22,0, 24,0, 24,0, 26,0, 28,0, 30,0, 38,0, 38,0, 41,0. Von diesen Zahlen werden 1,8—7,0 zum monomeren, 7,2—41,0 zum dimeren Spaltungstypus geführt.

[1]) H. Nilsson-Ehle: Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen, II; Lunds Univ. Årsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 7, Nr. 6, Lund 1911, S. 21—24.

Derselbe Forscher bekam bei Kreuzung einer weißährigen und einer braunährigen Weizensorte[1]) in F_2 Spaltung in braun und weiß, teils (a) im Verhältnis 7,7 : 1, teils (b) im Verhältnis 4,9 : 1. Von der Linie b wurden vier braunährige Pflanzen in F_3 verfolgt; von den Nachkommenschaften waren zwei durchweg braunährig, während die anderen spalteten, die eine (γ) in 7,5 braun : 1 weiß, die andere (δ) in 6 braun : 1 weiß. Vom Bestande γ wurden drei braunährige Individuen weiter verfolgt: zwei von den Nachkommenschaften ergaben nur braunährige Pflanzen, die dritte aber spaltete in 20 braun : 1 weiß. Vom Bestand δ wurden vier braunährige Individuen weiter geprüft; zwei Bestände verhielten sich konstant braun, einer aber spaltete in 7,5 braun : 1 weiß und einer in 1,5 braun bis beinahe weiß : 1 rein weiß. Nilsson-Ehle meint, daß es sich bei dieser Kreuzung höchstwahrscheinlich um zwei selbständige Anlagen für braune Farbe handelt; die letztgenannte Spaltung 1,5 : 1 wäre als das Resultat monomerer Neukombination aufzufassen; das Übergewicht der weißen sollte darauf beruhen, daß ein Teil der Heterozygoten weiß wäre. Die übrigen Spaltungen wären dimer und die zu große Zahl der weißen Individuen auch hier auf teilweise weiße Heterozygoten zurückführen. „Auf diese Weise sind die vom Dihybriden-Schema 15 : 1 abweichenden Zahlenverhältnisse leicht zu erklären". Die Spaltungsrelationen 4,9, 6,0, 7,5 sind also Abweichungen von der Relation 15 infolge Abschwächung der Anlage für braune Färbung bei einem Teil der Heterozygoten. Wie ist aber das Verhältnis 20 : 1 zu verstehen? Man sollte wohl doch erwarten, daß die Abschwächung einigermaßen gleichmäßig vorkam.

Bei Kreuzung einer weißspelzigen und einer schwarzspelzigen Hafersorte erzielte Nilsson-Ehle[2]) F_2-Generationen, die in schwarz : grau bis weiß annähernd nach dem dimeren Schema spalteten: die Verhältniszahlen waren 14,5, 14,7, 16,6 und 17,3. Von 39 in F_3 verfolgten schwarzspelzigen Individuen verhielten sich 17 konstant, während die übrigen in schwarz : grau bis weiß laut folgenden relativen Zahlen spalteten: 1,7, 2,0, 2,5, 2,7, 3,2, 3,8, 4,0, 4,2, 4,3, 5,3, 6,0, 10,3, 10,4, 10,8, 13,3, 17,5, 21,0, 28,5, 29,5, 29,5, 50,0, 55,0. Von diesen Zahlen werden 1,7—6,0 als Resultate monomerer, 10,3—55,0 als Resultate dimerer Spaltung betrachtet.

In diesen nach Nilsson-Ehle angeführten Beispielen wechselten also die monomeren Verhältniszahlen von 1,5—7,0, die dimeren von

[1]) Op. cit. I, S. 61—62.
[2]) Op. cit. I, S. 29—35.

4,9—55,0, die trimeren von 42,0—>78 (sogar > 110 oder, wenn man will, > 384).

Sodann mögen zwei von East und Hayes studierte Maiskreuzungen hier besprochen werden: in beiden Fällen handelt es sich um Kreuzungskolben, die mit Pollen derselben Pflanzen bestäubt wurden. Kreuzung zwischen einer Sorte mit weißem und einer mit gelbem Endosperm[1]) ergab in F_2 nach gelben F_1-Körnern 2.8 bezw. 4.8 gelbe Körner : 1 weißes. Ein F_3-Kolben nach einem gelben Korn des ersteren F_2-Kolbens enthielt, abgesehen von drei zweifelhaften Körnern, gelbe und weiße Körner im Verhältnis 9 : 1. Nach zwölf gelben Körnern des anderen F_2-Kolbens wurden nebst einem Kolben mit ausschließlich gelben Körnern Kolben mit gelben und weißen Körnern laut folgenden relativen Zahlen erhalten: 2,4, 2,4, 2,7, 3,1, 3,1, 3,2, 3,2, 3,5, 3,9, 4,9, 15,8. East und Hayes betrachten die Zahlen 15,8 und 9, eventuell auch 4.9 und 3,9 als dimer, die übrigen als monomer. Die monomeren F_2-Verhältnisse verwandelten sich also zum Teil in dimere F_3-Verhältnisse, sofern nicht die F_2-Verhältnisse als abweichend dimer aufzufassen sind!

Eine andere Kreuzung der genannten Forscher[2]) bezieht sich auf die Kombination einer Sorte mit weißen und einer mit purpurfarbigen Aleuronzellen. Neun F_2-Kolben nach purpurfarbigen F_1-Körnern zeigten Spaltung in purpur, rot und weiß, wobei allerdings das Rot einen purpurnen Anstrich hatte, „as if it were a modified purple". Die von mir in Prozente umgerechneten Kornzahlen der verschiedenen F_2-Kolben waren die folgenden:

Nummer	Purpur %	Rot %	Weiß %
2	76,1	7,9	16,0
3	71,9	6,4	21,7
4	67,6	8,1	24,3
5	65,9	11,7	22,4
6	72,3	8,8	18,9
8	66,7	6,5	26,8
10	72,2	7,7	20,1
11	76,3	1,6	22,1
12	71,2	6,0	22,8
Summe	71,5	7,3	21,2

[1]) E. M. East and H. K. Hayes: Inheritance in Maize; Connecticut Agric. Exp. Station, Bull. Nr. 167, S. 47—48.

[2]) Op. cit. S. 82—85 und 92—95.

Diese sehr variable Reihe repräsentiert nach East und Hayes das Verhältnis 9 purpur : 3 rot : 4 weiß! Allerdings nähert sich die Verteilung durchschnittlich am meisten dem Verhältnis 12 : 1 : 3, gegen dasselbe spricht aber angeblich das Verhalten der Nachkommen, das statt dessen mit dem ersteren Verhältnis relativ gut harmonieren soll. Betrachten wir nun diese weiteren Resultate.

Fünf F_2-Kolben wurden in F_3 verfolgt; die Nachkommenschaften verhielten sich in folgender Weise:

Nummer des F_2-Kolbens	Verhalten der F_3-Kolben							
	nach purpurfarbigen F_2-Körnern				nach roten F_2-Körnern		nach weißen F_2-Körnern	
	konstant purpur	Spaltung in purpur, rot u. weiß	Spaltung in purpur und rot	Spaltung in purpur und weiß	konstant rot	Spaltung in rot und weiß	konstant weiß	Spaltung in weiß u. purpur
2	1	5	1	1	1	1	4	
6		1	2	2		4	1	
8	3	1	3	3	1	2	5	1
11	1	4	2	9		1	6	
12	3	4	4	5	1	2	2	
Summe	8	15	12	20	3	10	18	1

Die nach der Annahme des Verhältnisses 9 : 3 : 4 theoretisch berechneten Relationen der F_3-Gruppen sind für die Nachkommen der purpurfarbigen 1 : 2 : 2 : 4 und für die Nachkommen der roten 1 : 2, während nach den weißen Körnern ausschließlich weißkörnige Kolben vorkommen sollten; man kann also nicht behaupten, daß die Übereinstimmung zwischen Berechnung und Tatsachen besonders gut ist, eher das Gegenteil. East und Hayes sagen nun auch bei der Besprechung dieser Angelegenheit[1]): „We must say frankly that we are dealing with something that we cannot yet explain".

Was nun die F_3-Spaltungen betrifft, so habe ich die dortigen Gruppenzahlen wie die der F_2 in Prozente umgerechnet, wonach ich Maxima und Minima für verschiedene Farben zusammengestellt habe. Von den in purpur, rot und weiß spaltenden F_3-Kolben, die ebenso wenig wie die F_2-Kolben für das Verhältnis 9 : 3 : 4 sprechen, habe ich dadurch die in der folgenden Übersicht unter A angeführten Zahlen bekommen: von den Spaltungen purpur : rot sind die Maxima und Minima der purpurfarbigen Körner unter B und von den Spaltungen purpur : weiß

[1]) Op. cit. S. 84.

die entsprechenden Zahlen unter C eingesetzt, während endlich die Maxima und Minima der roten Körner von den Spaltungen rot : weiß sich unter D befinden.

Nummer des F_2-Kolbens	A					
	Purpur %		Rot %		Weiß %	
	Maximum	Minimum	Maximum	Minimum	Maximum	Minimum
2	66,4	55,1	18,5	9,3	26,4	21,8
6	58,4		16,1		25,5	
8	65,9		10,3		23,8	
11	67,7	56,4	20,6	9,0	25,8	23,0
12	65,0	56,6	21,4	14,1	26,8	19,8

Nummer des F_2-Kolbens	B		C		D	
	Purpur %		Purpur %		Rot %	
	Maximum	Minimum	Maximum	Minimum	Maximum	Minimum
2	92,3		76,2		70,6	
6	84,6	76,1	77,3	76,6	82,3	77,2
8	83,9	76,2	81,4	75,3	83,8	73,2
11	75,2	72,1	78,1	68,7	81,1	
12	79,0	73,5	78,7	73,8	75,4	75,1

Maxima und Minima der Gruppenzahlen der F_2-Kolben und der unter A angeführten F_3-Kolben sind nebst Differenzen zwischen den betreffenden Extremen unten zusammengestellt.

Generation	Purpur %			Rot %			Weiß %		
	Maximum	Minimum	Differenz	Maximum	Minimum	Differenz	Maximum	Minimum	Differenz
F_2	76,3	65,9	10,4	11,7	1,7	10,0	26,8	16,0	10,8
F_3	67,7	55,1	11,6	21,4	9,0	12,4	26,8	19,8	7,0
F_2+F_3	76,3	55,1	21,2	21,4	1,7	19,7	26,8	16,0	10,8

Hieraus geht hervor, daß die Zahlengruppen der purpurfarbigen und der roten etwa doppelt soviel wechselten wie diejenigen der weißen (oder der purpurfarbigen und roten zusammen). Dies scheint darauf zu deuten, daß es sich hier kaum um gleichwertige Faktoren für purpur und rot handeln kann, sondern daß man in diesem Falle eher mit einer Abspaltung aus der Purpurfarbe zu tun hat. Die abweichende Variation des Verhältnisses purpur : rot geht auch aus einem Vergleich der Maxima,

Minima und Differenzen innerhalb der Abteilungen B, C und D hervor, wie die folgende Übersicht zeigt:

B. Purpur %			C. Purpur %			D. Rot %		
Maximum	Minimum	Differenz	Maximum	Minimum	Differenz	Maximum	Minimum	Differenz
92,3	72,1	20,2	81,4	68,7	12,7	83,8	70,6	13,2

Auch laut dieser Übersicht wechselt offenbar das Verhältnis purpur : rot beträchtlich mehr als die Verhältnisse farbig : farblos.

Schließlich will ich ein Beispiel von SHULL[1]) anführen. Dieser Forscher kreuzte *Capsella bursa pastoris* und die aus ihr wohl als Mutante hervorgegangene *Capsella Heegeri*, welche bekanntlich durch die Beschaffenheit der Schoten von dem Haupttypus dadurch abweicht, daß die Schotenwände derselben abgeflacht und häutig sind, während der Haupttypus stark erhöhte und dicke Schotenwände hat. F_2 dieser Kreuzung spaltete in Typen, die den Eltern ähnlich waren, wobei die Hauptform stark überwog: die relativen Zahlen waren in verschiedenen Linien bezw. 16,9, 19,9 und 24,2. Von den weiter verfolgten F_2-Pflanzen des Haupttypus ergaben vier Spaltung mit folgenden relativen Zahlen zwischen Hauptform und Variante: 4,7, 15,6, 24,0 und 63,5. SHULL ist am meisten zu der Annahme geneigt, daß es sich bei dieser Kreuzung um das Vorhandensein zweier distinkter Faktoren handelt, deren gleichzeitiges Fehlen der Bildung der Variante entspricht. Demnach sollte die Variante durch Wegfallen zweier selbständiger Faktoren hervorgegangen sein. Gesetzt, daß dies richtig ist (was ich indessen stark bezweifle) und abgesehen von den kleineren Abweichungen, die nach SHULL auf selektiver Eliminierung der *Heegeri*-Homozygoten beruhen könnten, wie soll das typisch trimere Verhältnis 63,5 : 1 erklärt werden? SHULL hält es für eine Abweichung des Verhältnisses 15 : 1; mit einem solchen Glauben wird aber der Kritiker wenig befriedigt.

Aus den angeführten Beispielen, die leicht mit vielen ähnlichen komplettiert werden könnten, bekommt man bei vorurteilsfreier Betrachtung unbedingt den Eindruck, daß die tatsächlich gefundenen Zahlen bei mendelistischen Auslegungen eine ziemlich untergeordnete Rolle spielen, indem dieselben Relationen bald dem einen, bald dem anderen Spaltungstypus zugerechnet werden können; es kommt nur darauf an, wie es am besten paßt. Eine derartige Taktik scheint mir indessen

[1]) G. H. SHULL: Defective inheritance-ratios in Bursa hybrids; Verhandl. d. Naturf. Vereines in Brünn, Bd. 49 (Mendel-Festband) 1911.

durchaus unrichtig: auch läßt sie sich wohl nur von dogmatisch mendelistischem Gesichtspunkte verteidigen.

Was speziell die Frage der gleichsinnigen Faktoren betrifft, so beweisen die hier besprochenen Fälle nebst anderen, darunter wohl alle, welche das Vorhandensein derartiger Faktoren bei Größe, Winterfestigkeit, Rostempfänglichkeit und ähnlichen Merkmalen zeigen sollen, meines Erachtens gar nicht die Wirkung verschiedener selbständiger Faktoren gleicher Tendenz. Daß man zu einer derartigen Behauptung geführt worden ist, beruht offenbar auf der Vermutung, daß die Organismen Konglomerate distinkter Einheiten sind, die mit ihrem Fehlen genetische Alternative bilden, gleichwertig sind und auf die Sexualzellen unabhängig voneinander und in gleicher Anzahl verteilt werden.

Tatsachen, welche für die Berechtigung einer solchen Auffassung sprechen könnten, gibt es nun zweifellos viele; es muß aber gleich betont werden, daß diese Fälle durchaus nicht so eindeutig sind, wie man sich wohl im allgemeinen vorstellt. Die Unregelmäßigkeiten sind nämlich auch bei angeblich einfachen Mendelspaltungen oft sehr groß, wenn man die einzelnen Nachkommenschaften ein und derselben Reihe vergleicht; schon MENDEL erwähnt starke Abweichungen bei seinen Versuchen mit Erbsen[1]), in einer Versuchsreihe z. B. 43 rund : 2 kantig und 14 rund : 15 kantig, in einer anderen 32 gelb : 1 grün und 20 gelb : 19 grün. Aber man addiert, wie MENDEL, bekommt dadurch mehr oder weniger gute Durchschnittszahlen und fühlt sich zufrieden.

Es scheint mir indessen zweifelhaft, ob man überhaupt berechtigt ist, a priori anzunehmen, daß die Spaltungen einer Kreuzungsreihe identisch sind, besonders wenn sie unter sich Unterschiede aufweisen, vor allem aber, wenn diese Unterschiede groß sind. Persönlich bin ich der Ansicht, daß zwei Spaltungen ebenso wenig wie zwei Individuen als absolut gleich betrachtet werden können. Ich meine, daß die verschiedenen Spaltungen niemals als identisch, sondern höchstens als anscheinend gleich zu setzen sind. Bei einem solchen Gesichtspunkte basiert MENDELS Spaltungsregel auf phaenotypischem Material, auch wenn dieses ungleich homogener ist, als z. B. dasjenige, welches die Grundlage für GALTONS Gesetz der Ahnenerbe bildet.

Die Vertreter des Panmendelismus glauben wie MENDEL an die genotypische Festigkeit der Organismen, aber eine solche Konstanz ist weder bewiesen, noch überhaupt möglich: es kann nur verschiedene

[1]) G. MENDEL: Versuche über Pflanzenhybriden; Ostwald's Klassiker d. exakt. Wiss., Nr. 121, Leipzig 1901, S. 13.

Grade von Labilität geben. Jedes Individuum entsteht nämlich durch das Wechselspiel der dem Keime innewohnenden Anlagen und der äußeren Umstände, und da bezüglich der letzteren nicht nur qualitative, sondern auch quantitative[1]) Änderungen in Betracht kommen müssen, so liegt es nahe anzunehmen, daß nicht nur die Individuen desselben Typus, sondern auch die einander entsprechenden Teile eines Organismus in der inneren Gestaltung nicht ganz gleich sind, auch wenn sie äußerlich sich in hohem Grade ähneln. Wenn man nun weiß, wie stark Individuen, Organe und Zellen durch äußere Umstände beeinflußt werden, ist es nur konsequent zu vermuten, daß auch die Erbträger der Zellen im Laufe der ontogenetischen Entwicklung mehr oder weniger modifiziert werden können. Tatsachen, die für derartige Veränderungen sprechen, liegen nun auch vor, obgleich dies in der mendelistischen Begeisterung verneint wird: ich verweise auf die vorzüglichen Darstellungen von Giesenhagen[2]), Kammerer[3]), Semon[4]) und Ekman[5]).

Aber — wendet man mir von vielen Seiten ein — die berühmten Versuche Johannsens! Sie zeigen wohl doch zu voller Evidenz, daß eine genotypische Festigkeit besteht, und daß eine Typenverschiebung als Folge von habitueller Veränderung durch Induktion unmöglich ist. Ich antworte unbedingt nein und will zu den diesbezüglichen Ausführungen Semons[6]) und Ekmans[7]) folgendes hinfügen:

1. Es ist zweifelhaft, ob das Material Johannsens reine Linien nach seiner eignen Meinung darstellt, denn weder *Phaseolus* noch *Hordeum* sind ausschließliche Selbstbefruchter, bei *Phaseolus* habe ich selbst im Gegenteil beobachtet, daß Fremdbestäubung ziemlich leicht stattfindet. Ich rechne deshalb mit der Möglichkeit, daß die von Johannsen angeführten Unterschiede zwischen den Jahrgängen, besonders die entgegengesetzten Wirkungen der Selektion, teilweise auf Kreuzungen beruhen.

[1]) G. Klebs: Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen; Sitzungsber. der Heidelberger Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, Abt. B., Jahrg. 1913, 5. Abt., S. 42—43.

[2]) K. Giesenhagen: Anzeichen einer Stammesentwicklung im Entwicklungsgang und Bau der Pflanzen; Die Abstammungslehre, XI. Vortrag, Jena 1911.

[3]) P. Kammerer: Mendelsche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften; Verhandl. d. Naturf. Vereines in Brünn, Bd. 49 (Mendel-Festband) 1911.

[4]) R. Semon: Das Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften", Leipzig 1912.

[5]) S. Ekman: Artbildung bei der Copepodengattung Limnocalanus durch akkumulative Fernwirkung einer Milieuveränderung; Ztschr. f. indukt. Abst. u. Vererb., Bd. 11, Berlin 1913.

[6]) Op. cit. S. 135—137.

[7]) Op. cit. S. 76—78.

2. Es scheint mir ausgeschlossen, daß Schwankungen in Größe und Form der Bohnensamen in den betreffenden Fällen eine Typenverschiebung derselben Merkmale hätten mitführen können, da sie wohl nur durch verschieden starke Zufuhr von Assimilaten und durch die Lage der Samen in den Hülsen zustande gekommen sind. Als Folge derartiger Unterschiede könnte man a priori höchstens größere oder kleinere Pflanzen mit großer bezw. kleiner Zahl der Bohnen erwarten, nicht aber Vererbung der Differenzen in Größe und Form, da diese Merkmale von der Größe der Pflanzen nur in beschränktem Maße abhängig sind. Es ist zu bemerken, daß es sich hier um Differenzen handelt, die erst nach der Befruchtung bestimmt werden und die zugleich für die aus den betreffenden Samen entstehenden Pflanzen nur eine schnell vorübergehende, genetisch periphere Bedeutung haben.

3. Die Schartigkeit der Gerste schwankt offenbar leicht je nach den äußeren und inneren Ernährungsbedingungen; da diese nun von Jahr zu Jahr, von Individuum zu Individuum, von Ähre zu Ähre wechseln, muß ja eine große Variation erfolgen. Die Tendenz der Schartigkeit liegt wohl allerdings in der Konstitution des Organismus, aber ich kann nicht einsehen, daß die gelegentlich verschiedene äußere Manifestation dieser Tendenz auch schon von einer entsprechenden Veränderung dieser Tendenz begleitet werden müßte.

Genotypische Veränderungen kommen allem Anschein nach dadurch zustande, daß Reize auf die genetische Konstitution einwirken, wobei die genotypische Stärke einer beliebigen Veränderung eines Organismus offenbar von Stärke, Dauer und Wiederholung des Reizes abhängt. Für das Resultat spielt aber ferner die genetische Beeinflußbarkeit des Organismus eine wesentliche Rolle: in dieser Hinsicht herrschen zweifellos große Unterschiede bei den verschiedenen Arten, wenn man aber auch im allgemeinen sagen muß, daß die genetische Beeinflussung relativ gering ist im Vergleich mit der somatischen Veränderlichkeit der Organismen.

Wenn deshalb, wie in der Natur, diejenigen Reize, welche die Organismen unter gewöhnlichen Verhältnissen treffen können, meistens schwach sind, so ist es wohl klar, daß im gegebenen Milieu eine starke habituelle Durchschnittskonstanz vorherrscht. Verändert sich aber das Milieu oder wird dasselbe verändert, in der Weise, daß eine Umprägung der genetischen Konstitution ermöglicht wird, dann wird sich diese auch umprägen, und die Umprägung wird um so deutlicher, je bedeutender in reizphysiologischer Hinsicht die äußere Veränderung ist, und um so stärker fixiert, je länger der Organismus in seinen sukzessiven

Generationen von der Veränderung beeinflußt wird; wahrscheinlich muß auch eine dem Organismus immanente Periodizität[1]) für die Stärke der genetischen Abänderungen Berücksichtigung finden, übrigens hat man ja schon in gewissen Fällen eine sensible Periode konstatiert. In welcher Richtung der Organismus dabei verändert wird, beruht auf seiner spezifischen Konstitution; deshalb können verschiedene Arten von einer gewissen Veränderung des Milieus verschieden beeinflußt werden: bei einigen entstehen diese, bei anderen jene Abweichungen, während wieder andere vielleicht kaum sichtbar verändert werden.

Was nun die Frage betrifft, welche Reize den Organismus genetisch beeinflussen, so scheint es, als ob hauptsächlich physikalische und chemische Reize in Betracht kommen könnten, während funktionelle Reize weniger und anatomische, also durch das bloße Vorhandensein der Teile im Organismus oder durch die Form und Farbe der Teile bedingte Reize am wenigsten auf die genetische Konstitution einwirkten. Daher entsteht in der Regel keine genotypische Umprägung nur durch eine habituelle Veränderung, ebenso wenig wie bei Pfropfung und Kreuzung, welche Dinge wohl im Grunde nur als Extreme derselben Sache zu betrachten sind, insofern der Unterschied hauptsächlich im Grade der organischen Mischung liegt.

In bezug auf die Art der Beeinflussung der genetischen Konstitution des Organismus schließe ich mich im Prinzip der Ansicht Semons an, daß man im allgemeinen mit einer somatischen Induktion des Keimplasmas zu tun hat, während eine direkte Beeinflussung desselben allerdings vorkommen kann, aber eine relativ geringe Rolle spielt.

Über die Beschaffenheit der Erbanlagen und über die näheren Vorgänge bei der Induktion läßt sich wohl gegenwärtig nichts Sicheres sagen: es ist jedoch anzunehmen, daß das Wesentliche dabei als dynamisch aufzufassen ist, jedenfalls scheint eine solche Auffassung mit den Tatsachen am besten zu harmonieren. Ich weise auf Faktoren für verschiedene Formen von Blättern, Blüten und anderen Organen hin, auf Faktoren für Streifung, Scheckung und Mosaikbildung und auf korrelativ wirkende Faktoren, ferner auf die in mehreren Fällen konstatierte Variabilität der F_1-Bastarde infolge äußerer und innerer Umstände. Die materiellen Dinge sind nur Mittel für die Manifestation und für die Übertragung der Anlagen. Bei dieser Übertragung kommt wohl der Kern an erster Stelle, aber ich finde es nicht ausgeschlossen, daß das Protoplasma

[1]) H. Swoboda: Die Perioden des menschlichen Organismus in ihrer psychologischen und biologischen Bedeutung, Leipzig und Wien 1904.

eine gewisse Bedeutung hat; Protoplasma kommt zweifellos bei der Befruchtung nicht nur von der weiblichen Geschlechtszelle, sondern auch von der männlichen, obgleich dieses wohl nur für die Tiere festgestellt worden ist. Besondere Gebilde, die den Chromosomen entsprächen, könnten dabei auch für die Übertragung durch das Protoplasma angenommen werden; in bezug auf den animalen Organismus eignen sich die Mitochondrien[1]) sehr wohl für eine derartige Hypothese. Ich muß aber gleich bemerken, daß es im Grunde sehr zweifelhaft ist, ob distinkte Gebilde überhaupt einen größeren vererbungs-technischen Wert haben, es könnten ja derartige Einrichtungen vor allem im Dienste der Ernährungsphysiologie stehen.

Eine weitere interessante Frage betrifft den Charakter der erblichen Anlagen. Ist die Presence-Absence-Theorie richtig, oder soll man lieber von Aktivität und Latenz der erblichen Anlagen sprechen? Mir scheint die letztere Alternative richtiger, wenn es sich um verwandte Typen handelt, in Anbetracht des Verhältnisses, daß positive Typen bisweilen aus negativen hervorgehen, wie Beobachtungen von z. B. Fruwirth[2]), Nilsson-Ehle[3]), v. Tschermak[4]) und mir[5]) zeigen. Fehlen eines Merkmals braucht meiner Meinung nach nicht auf dem Fehlen der betreffenden Anlage beruhen, sondern kann damit zusammenhängen, daß dieselbe abgeschwächt oder unterdrückt ist, dauernd oder intermittent; in letzterem Falle kann das positive Merkmal zu jeder Zeit, auch bei Selbstbefruchtung, wieder auftreten, im ersteren Falle aber vielleicht nur durch Kreuzung mit einem anderen Typus wieder erweckt werden.

Ich komme jetzt zur Verteilung der Anlagen bei Bastarden. Man nimmt im allgemeinen an, daß die Anlagen in der Regel erst bei den Reduktionsteilungen verteilt werden und dabei unabhängig voneinander in gleichen Teilen auf die Sexualzellen übergehen. Beweise für eine

[1]) Wilke: Über Verhalten und Herkunft der Mitochondrien; Naturw. Wochenschr., N. F., Bd. 12, Jena 1913.

[2]) C. Fruwirth: Spaltungen bei Folgen von Bastardierung und von spontaner Variabilität; Archiv f. Rass.- und Gesellsch., 6. Jahrg., Leipzig und Berlin 1909. — Derselbe: Zur Züchtung der Kartoffel; Deutsche landw. Presse, 39. Jahrg., Berlin 1912.

[3]) H. Nilsson-Ehle: Über Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer; Ztschr. f. indukt. Abst. und Vererb., Bd. 5, Berlin 1911.

[4]) E. v. Tschermak: Bastardierungsversuche an Levkojen, Erbsen und Bohnen mit Rücksicht auf die Faktorenlehre; Ztschr. f. indukt. Abst. und Vererb., Bd. 7, Berlin 1912. — Derselbe: Notiz über den Begriff der Kryptomerie; Ebenda Bd. 11, Berlin 1914.

[5]) B. Kajanus: Über die Vererbungsweise gewisser Merkmale der Beta- und Brassica-Rüben; Ztschr. f. Pflanzenz., Bd. 1, Berlin 1913.

solche Annahme liegen indessen nicht vor, man weiß nur, daß in vielen Fällen die Merkmalsalternativen auf die Sexualzellen des ganzen Organismus oder eines Teiles desselben in ungefähr gleichen Mengen distribuiert werden müssen, dafür sprechen jedenfalls solche Verhältnisse wie 1 : 2 : 1, 3 : 1, 9 : 3 : 3 : 1, 12 : 3 : 1 usw., auch gewisse Rückkreuzungen.

Nun zeigen sich aber bei Bastardprodukten Merkmale oft verkoppelt, was offenbar darauf beruht, daß gewisse Anlagen der Eltern gern zusammen bleiben, so daß gerade dieselben in größeren Mengen als andere Verbindungen unter den Sexualzellen vorkommen. Bateson und Punnett sind der Ansicht, daß diese ungleiche Verteilung der Kombinationen in frühen Stadien stattfindet[1]), und Bateson meint, daß sie vielleicht schon bei den ersten Teilungen der befruchteten Eizelle anfängt, wobei die Ursache in einer eventuell schon bei der Befruchtung eintretenden Polarität der Zygote gesucht wird. Er äußert sich in folgender Weise darüber[2]): "We must in fact recognize that in the dividing zygotic cell, at some time before segregation is effected probable from the moment of fertilisation—a polarity is established; and that the constituents derived from the two parents are not placed indifferently, but are grouped according to their parental origin".

Auch bei diesen Koppelungen hat man indessen Regelmäßigkeiten sehen wollen, wobei man entweder, wie Bateson und Punnett[3]), geneigt ist, alle Koppelungsreihen auf die Zahl 4 und ihre Multipla zurückzuführen, während andere, wie Baur[4]) und Johannsen[5]), auch mit der Möglichkeit anderer Zahlen rechnen. Ob nun hier eine tatsächliche Regelmäßigkeit vorkommt, ist wohl sehr fraglich, besonders da die Nachkommenschaften ein und derselben Kreuzung, auch bei überwiegenden Selbstbefruchtern, große Differenzen zeigen können[6]). Selbst Johannsen stellt sich übrigens in diesem Falle ziemlich skeptisch gegen die Annahme einer Regelmäßigkeit, indem er sagt[7]): „Diese Relationen sind wohl kaum fest, sondern möglicherweise sogar von äußeren Umständen abhängig."

[1]) W. Bateson and R. C. Punnett: On gametic series involving reduplication of certain terms; Journ. of Gen., Bd. 1, Cambridge 1911, und Verhandl. d. Naturf. Vereines in Brünn, Bd. 49 (Mendel-Festband) 1911.

[2]) W. Bateson: Mendels Principles of Heredity, 3. Aufl., Cambridge 1913, S. 315.

[3]) Op. cit.

[4]) E. Baur: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, Berlin 1914, S. 123.

[5]) Op. cit. S. 573.

[6]) R. C. Punnett: Reduplication series in sweet peas; Journ. of Gen., Bd. 3, Cambridge 1913.

[7]) Op. cit. S. 574.

Aus den Koppelungserscheinungen scheint hervorzugehen, daß eine Verteilung der Anlagen in den betreffenden Fällen vor den Reduktionsteilungen stattfindet, dagegen sagen sie nichts darüber, wann die Verteilung anfängt oder wie sie verläuft. Es ist deshalb sehr wohl möglich, daß sie ganz regellos geschieht, wenn sie auch bei gewissen Kombinationen stets im ganzen in einer Weise, bei anderen in einer anderen Weise wegen der konstitutionellen Ähnlichkeit der betreffenden Organismen vor sich geht. Dabei kann der Grad der Abspaltung darauf beruhen, wie stark die Anlagen zusammenhängen: sind sie sehr fest verbunden, tritt keine Trennung derselben ein, sondern sie verhalten sich wie einfache Anlagen, wodurch das Verhältnis 1 : 2 : 1 bezw. 3 : 1 entsteht.

An dieser Stelle möchte ich das Problem der „Dreiecke" kurz berühren. Man hat beobachtet, daß die Merkmale, die zu ein und derselben Gruppe gehören, bei Kreuzung miteinander in allen drei Kombinationen einfache Mendelspaltung zeigen. Dies ist vom mendelistischen Standpunkte sehr eigentümlich, denn man sollte ja erwarten, daß bei einer der Kombinationen Dihybriden-Spaltung einträfe. Baur nimmt für solche Fälle Koppelung bei der einen Verbindung an[1]): ich möchte aber die Sache dadurch erklären, daß zwei verschiedene Grade ein und derselben Eigenschaft sich gegeneinander als differente Anlagen, gegen einen dritten (schwächeren) Grad derselben Eigenschaft aber als eine Einheit verhalten. Es scheint mir, als ob diese Deutung der Dreiecke mit der Modifikationshypothese Johannsens[2]) prinzipiell identisch ist.

Die Koppelungserscheinungen führen ungesucht zur Aufstellung der Frage, ob nicht auch die mehr oder weniger regelmäßigen einfachen Spaltungen schon im Laufe des Wachstums stattfinden und sogar vielleicht schon gleich nach der Befruchtung anfangen. Verschiedene Tatsachen außer den Koppelungen deuten in dieser Richtung, z. B. solche Fälle, wo ein heterozygotischer Organismus sich partiell homozygotisch ausbildet oder umgekehrt, wie z. B. de Vries[3]), Correns[4]) und Fruwirth[5]) beobachtet haben, ferner die unregelmäßige Verteilung der Erbsen bei

[1]) E. Baur: Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum, II. Faktorenkoppelung; Ztschr. f. indukt. Abst. u. Vererb., Bd. 6, Berlin 1912, S. 216.

[2]) Op. cit. S. 608—609.

[3]) H. de Vries: Die Mutationstheorie, Bd. II, Leipzig 1903, S. 172 (Veronica).

[4]) C. Correns: Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreiftblühenden Mirabilis-Sippen; Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. 28, Berlin 1910.

[5]) C. Fruwirth: Spontane vegetative Bastardspaltung; Archiv f. Rass. und Gesellsch., 9. Jahrg., Leipzig und Berlin 1912. — Derselbe: Ein Fall einer Knospenvariabilität bei schmalblätteriger Lupine; Fühlings Landw. Ztg., 61. Jahrg., 1912.

F_2-Bastarden[1]) und die wechselnde Zusammensetzung der Bestände nach einzelnen Levkojenschoten desselben Bastardindividuums[2]), schließlich die Periklinalchimären[3]). BATESON sagt nun auch in dieser Hinsicht[4]): "We are led to speculate whether the sub-epidermal layer of any heterozygote is not in reality a patchwork of cells, bearing or not bearing a given factor, and that according as this patchwork is coarse, or fine (as in an emulsion) we obtain aberrant or expected numbers in our ratios. It must be remembered that external appearance is only an imperfect guide to the genetic properties. — — Segregation on this view is regarded as a phenomenon capable of occurring at any cell-division, and not merely in gameto-genesis. The moment of segregation will thus probably be found to vary with different types and with different factors, and for some it is likely that great irregularity in this respect will be found as a common occurrence".

Ist also schon bei der Beurteilung der einfachen Mendelspaltungen eine gewisse Skepsis wünschenswert, so gilt dies noch mehr für die „gleichsinnigen" Faktoren; natürlicherweise kann man, wenn man will, in solchen Fällen das Vorhandensein distinkter, gleichartig wirkender Anlagen annehmen, es ist aber inkorrekt zu behaupten, daß es sich um bewiesene Tatsachen handelt, und es ist selbstverständlich im höchsten Grade zu bedauern, wenn eine solche Hypothese als die sichere Basis betrachtet wird, von der aus man sich berechtigt fühlt, andere Ansichten, die mit der eigenen kontrastieren, zu tadeln und zu verurteilen. Höchstens für wenige Fälle ist die betreffende Hypothese wirklich plausibel, unter der Voraussetzung jedoch, daß man die Annahme distinkter Gene als richtig aufstellt; im ganzen dürfte aber eine Verteidigung der Hypothese nur mit Hilfe modifizierender Faktoren, beliebiger Deutung der Spaltungen usw. möglich sein, was allerdings „eine heikle Sache" ist.

Wie wären nun aber diejenigen Fälle zu erklären, die als Beispiele von Dimerie, Trimerie usw. proklamiert werden?

SEMON meint, daß solche Fälle als Beweise für das Aneinanderreihen verschiedener gleichartiger Engramme aufgefaßt werden können, und glaubt in der Polymerie eine Bestätigung seiner Mneme-Lehre zu finden[5]). Das kann wohl aber nicht richtig sein, denn dann sollte jede

[1]) E. ZEDERBAUER: Zeitliche Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Pisum sativum; Ztschr. f. Pflanzenz., Bd. 2, Berlin 1914.

[2]) W. BATESON: Op. cit. S. 314.

[3]) E. BAUR: Vererbungslehre S. 236.

[4]) Op. cit. S. 313.

[5]) R. SEMON: Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens, 3. Aufl., Leipzig 1911, S. 358—361.

Anlage, die nach Kreuzung einfach spaltet, einem einzigen Engramm entsprechen, was ja nicht mit der Lehre Semons harmoniert, nach der wohl im allgemeinen eher mehrere als einzelne Engramme ein erbliches Merkmal konstituieren sollten. Ein einziges Engramm dürfte wohl nur bei Vorhandensein besonders starker Reize in Verbindung mit leichter genetischer Beeinflußbarkeit des Organismus ausreichen.

Meiner Meinung nach handelt es sich bei der Polymerie, jedenfalls teilweise, nicht um mehrere verschiedene, sondern um eine einzige Anlage, die aber stärker potenziert (von viel mehr Engrammen aufgebaut) ist als einfach spaltende Anlagen. Je größer die prozentische Zahl der mit dem betreffenden positiven Merkmal geprägten Individuen nach Kreuzung mit einem negativen Typus ausfällt, um so stärker dürfte die Potenz der ersteren Anlage sein. Daß das negative Merkmal überhaupt auftritt, erkläre ich teilweise so, daß durch die Kreuzung eine Auflösung der Potenz der dominierenden Anlage erfolgt, welche Auflösung sich öfters schon in F_2, bisweilen aber erst in F_3 manifestiert. In jedem Falle führt diese Auflösung so weit, daß das positive Merkmal in der Nachkommenschaft gewisser Individuen einfache Spaltung zeigt, und eventuell noch weiter. Zugleich rechne ich mit der verschiedenen Verteilung der Anlagen bezw. ihrer Abspaltungen während des Wachstums, was besonders für die Unterschiede innerhalb ein und derselben Reihe in Betracht käme. Durch eine solche Theorie, wo also Zerfallen hochgradiger Potenzen und beliebige Verteilung der Anlagen während des Wachstums die Hauptprinzipien bilden, sind allerlei inkonsequente Spaltungsverhältnisse leicht verständlich.

Bekanntlich entsteht bisweilen bei Kreuzung zweier Typen mit demselben positiven Merkmal in F_2 eine geringe Anzahl von Individuen ohne das betreffende Merkmal[1]). In solchen Fällen kann es sich entweder um zwei selbständig gebildete Anlagen handeln, wobei also tatsächlich gleichsinnige Faktoren vorliegen, oder die Kreuzung hat eine Störung bewirkt, die zur Bildung von Sexualzellen mit dem positiven Merkmal in latenter Form führt, in welchem Falle man aber mit einer Art von Mutation zu tun hätte. Bei der ersten Alternative sind auch Typen mit stärkerer Ausbildung des Merkmals zu erwarten.

Zuletzt ein paar Worte über die phylogenetische Entwicklung der Organismen. Lotsy hat den Versuch gemacht, eine Evolutionstheorie

[1]) H. Nilsson-Ehle: Über Entstehung scharf abweichender Merkmale aus Kreuzung gleichartiger Formen bei Weizen; Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. 29, Berlin 1911.

auf Basis des Mendelismus zu gründen[1]). Eigentlich kann in diesem Falle von einer Theorie der organischen Entwicklung kaum die Rede sein, denn eine Entwicklung, die nur durch Umkombinierung fester distinkter Erbanlagen uralten Ursprungs zu stande kommt, ist eine logische Absurdität, da man ja mit Entwicklung eine fortschreitende Differenzierung und Spezialisierung in steter Wechselwirkung mit dem Milieu zu meinen pflegt. Aber nicht genug damit; es existieren auch keine stichhaltigen Gründe für die von LOTSY aufgestellte Theorie (als Haupterklärung der organischen Mannigfaltigkeit). Kreuzungen zwischen Arten *sensu latiore* scheinen nämlich im allgemeinen entweder nicht zu gelingen oder auch mehr oder weniger sterile Bastarde zu ergeben, und Kreuzungen zwischen Arten *sensu strictiore* (= Varietäten und Rassen) liefern durchaus nichts anderes, als was schon im betreffenden Formenkreis, d. h. in der Großart steckt. Da also zwei gekreuzte Kulturformen einer Art Produkte mit einer anscheinend neuen Eigenschaft erzeugen, so besitzt die wilde Stammform schon die betreffende Anlage. In ähnlicher Weise gehen Bastarde zwischen Großarten nicht über die Möglichkeiten der getrennten Arten hinaus, abgesehen von hyperplastischen und hypoplastischen Erscheinungen, die eben auf dem Kontaktreiz beruhen. Ferner gibt es in der Natur nur Mischtypen außer bei den Selbstbefruchtern und den apogamen Organismen, die sich aber nicht kreuzen. JOHANNSEN äußert sich allerdings gegen die Behauptung, daß reine Linien in der Natur nicht vorkommen, in folgender Weise[2]): „Man wird versucht zu prüfen, wie die entsprechende Phrase, ‚reine Körper kommen in der Natur nicht vor', von der chemischen und physiologischen Forschung aufgenommen werden würde — als reiner Unsinn!" Ich will aber nicht glauben, daß JOHANNSEN diesem Vergleich irgend welche wissenschaftliche Bedeutung zuerkennt.

Neben Kreuzung nimmt nun LOTSY auch Mutation — oder richtiger vielleicht Transmutation — zu Hilfe bei der Ausformung seiner Lehre. Dabei denkt er aber nur an Minusmutation, also habituelles Wegfallen eines Merkmals, und damit ist offenbar im Grunde nicht viel gewonnen.

Eine vorurteilsfreie, tiefere Erwägung der biologischen Tatsachen aus jetziger und fossiler Zeit führt meines Erachtens unbedingt zu dem Schlusse, daß eine phylogenetische Entwicklung ohne direkte Umbildung durch das Milieu unmöglich ist, es scheint mir sogar, daß eine solche

[1]) J. P. LOTSY: Versuche über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit; Ztschr. f. indukt. Abst. u. Vererb., Bd. 8, Berlin 1912.

[2]) Op. cit. S. 216.

Umprägung die wesentliche Rolle gespielt haben muß. Zur Verifikation einer derartigen Ansicht sind zweifellos weitere Untersuchungen in hohem Grade nötig, jedoch wissen wir schon einiges, was für dieselbe unzweideutig spricht. Wir wissen, daß labile Formen, die äußerlich ganz denselben entsprechen, die als relativ stabile Typen in der Natur vorkommen, durch starke Reize experimentell hervorgerufen werden können; wir wissen, daß nach Aufhören eines modifizierenden Reizes in der folgenden Generation eine Nachwirkung bemerklich sein kann; und wir wissen, daß durch wiederholte Reize die Reaktionsnorm sich allmählich ändert, was ja eben eine sichere genotypische Veränderung bedeutet. Voraussichtlich werden künftige Experimente zeigen, daß neue ziemlich stabile Typen durch wiederholte Reize in Verbindung mit Summation der Nachwirkungen, der Engramme, entstehen können. „Heute gilt diese Anschauung als ketzerisch; warten wir, ob ihr nicht die Zukunft ebenso gehören wird, wie ihr die Vergangenheit gehörte“[2]).

[2]) R. Goldschmidt: Einführung in die Vererbungswissenschaft, 2. Aufl., Leipzig und Berlin 1913, S. 471.

Size inheritance and the pure line theory.

By **W. E. Castle,** Belmont (Massachusetts, U.S.A.)

(Eingegangen am 20. Februar 1914.)

In 1909 my pupils and I published some detailed quantitative observations upon the inheritance of certain size-characters in rabbits. Our observations were made upon ear-size, total body-weight, and bone dimensions. We found that when large-sized rabbits are crossed with those of smaller size, offspring are produced of intermediate size. The next, or F_2 generation of offspring is also of intermediate size and, so far as our observations went, not more variable than the F_1 generation. To this latter point, however, we gave no special attention partly because we realized that our data were at that time insufficient and partly because our primary object had been to determine the occurrence or non-occurrence of Mendelian inheritance as regards size characters. Our conclusion was that size inheritance is non-Mendelian, as Mendelism was up to that time understood. We adopted an existing term for such inheritance, namely that of blending inheritance, and straightway instituted further experiments to discover if possible more about its nature. It is true that as early as 1902 BATESON (p. 152) had clearly pointed out that size differences may possibly be due to multiple Mendelian allelomorphs as follows:

"At first sight it seems that cases of continuous variations, blending in their hereditary transmission, form a class apart from those to which MENDEL's principles apply. But, though it may well be so, the question cannot be so easily disposed of. The essence of the Mendelian conception is, as we have seen, that each gamete may transmit one allelomorph pure. So long as each heterozygote can only exhibit one allelomorphic character, the dominant, we can from a study of the heterozygotes and their offspring demonstrate the purity of the gametes. But dominance is a distinct and subordinate phenomenon. We readily perceive that the heterozygotes may show either of the parental characters dis-

continuously, or various blends between them, while the gametes which composed the heterozygotes may still be pure in respect of the parental characters. The degree of blending in the heterozygote has nothing to do with the purity of the gametes.

It must be recognised that in, for example, the stature of a civilised race of man, a typically continuous character, there must certainly be on any hypothesis more than one pair of possible allelomorphs. There may be many such pairs, but we have no certainty that the number of such pairs and consequently of the different kinds of gametes is altogether unlimited even in regard to stature. If there were even so few as, say, four or five pairs of possible allelomorphs, the various homo- and hetero-zygous combinations might, on seriation, give so near an approach to a continuous curve, that the purity of the elements would be unsuspected, and their detection practically impossible. Especially would this be the case in a character like stature, which is undoubtedly very sensitive to environmental accidents.

It is, of course, quite possible that the gametes in such cases do in fact vary as continuously as we see the zygotes do, but this cannot yet be affirmed. The great theoretical significance of this question should therefore lead us to suspend judgment for the present."

The possibility here pointed out did not at the time impress me as important, and I had well nigh lost sight of it until observations of Nilsson-Ehle (1909), supported by those of East (1910) showed that a Mendelizing color character may have double or even triple representation in the gametes of a plant. If a color character known to Mendelize may have multiple representation in a gamete, the probability seemed to me greatly strengthened that size characters are inherited as Mendelian characters having multiple representation in the germ-cells. Lang (1910) made an extended analysis of the case with special reference to our observations on rabbits, applying in detail the general explanation which Bateson had outlined in 1902 as a possible explanation of "blended" inheritance. I see no reason to object to Lang's explanation as a possibility. The work of Nilsson-Ehle had already led me to recognize that possibility before the appearance of Lang's paper, and I have expressly set it forth in some lectures published in 1911. But I have not contented myself with recognizing the possible correctness of the hypothesis; I have been continuously engaged in investigations designed to test its validity. Further work with size inheritance in rabbits on a larger scale was carried out under my direction by Dr. E. C. MacDowell, the results of which will shortly appear as a

publication of the Carnegie Institution of Washington. My colleague, Dr. JOHN C. PHILLIPS, has studied size inheritance in crosses between Rouen and Mallard ducks. My botanical colleague, Professor EAST, and his pupils, HAYES and EMERSON, have meantime carried out many size crosses among plants, where large numbers of individuals are obtained much more readily than among animals. Mention should also be made of the investigations of TAMMES, WICHLER, GOLDSCHMIDT, and others, whose results have been either published or reviewed in this journal.

As to the facts, all observers are in substantial agreement.

They may be summarized thus: 1. When animals or plants are crossed which have racial differences in size or other characters, in respect to which each race shows continuous variation about a different mean, the F_1 progeny are of intermediate size[1]). They may or may not be more variable than the races crossed, but quite commonly are not. 2. The F_2 generation as a whole commonly varies about the same intermediate mean as the F_1 generation, but its variability as measured by the standard deviation or the coefficient of variation is usually greater than that of the F_1 generation. (The greater variability of the F_2 generation was not indicated in our earlier observations on rabbits, but comes out in many of the observations made later, as it does unmistakably in most of the observations made on plants.) The increased variability of F_2 as compared with F_1 may in extreme cases include forms as large as the larger parental race or as small as the smaller race, and showing a tendency to vary in F_3 about the same size as characterized the F_2 parent.

Some illustrative cases may be cited. PHILLIPS (1912, 1913) crossed two breeds of ducks which differed markedly in size, namely Rouens and Mallards. The average adult weight of the Rouen race used was, for males, 2321 grams, and for females 2237 grams. Corresponding weights for the Mallard race were 1068 and 928 grams respectively. The Rouens accordingly were more than twice as large as the Mallards. The two races did not overlap in weight, as appears from Table 1, where the animals are classified by weight. In this table the mean weight of the Mallards is taken as the center of class 2 and the

[1]) I leave out of consideration here such differences as exist between tall and dwarf plants, and between brachydactylous and normal men. In such cases a simple Mendelizing difference exists, which shows both dominance and segregation in typical fashion. Aside from this simple difference, however, ordinary size differences exist in such cases, which I doubt not follow the ordinary rules of size inheritance.

mean weight of the Rouens as the center of class 10. The 70 F_2 offspring have their mode in the intermediate class 6, though they range all the way from class 2 to class 9. The 63 F_2 offspring likewise have their mode in class 6, and are slightly more variable than F_1, though only one aberrant individual falls beyond the range of F_1.

The results of MacDowell on the bone dimensions of rabbits are similar to those just described for ducks. F_1 is in all cases intermediate and F_2 usually but not always shows increased variability. The rabbit material was, however, scarcely as favorable as the ducks because the races employed were less pure.

The extensive and carefully executed studies of Emerson and East (1913) upon crosses of maize involving differences in size and other quantitative characters afford excellent illustrations of the usual consequences of size crosses. The simplest and clearest cut cases relate to the size of the ear or of the seeds borne upon it. The behavior of ear diameter in crosses is shown in Table 2 (Emerson and East, p. 56).

Both F_1 and F_2 are intermediate in character in comparison with the parent races, but F_2 is slightly more variable. Different lots of F_1 progeny (combined in Table 2) give coefficients of variability of 8·29 and 6·88 respectively, whereas F_2 progeny have coefficients ranging from 9·66 to 11·77. The extreme ranges of the parent races are not attained in F_2.

Table 3 shows the result of crossing two races of corn (**A** and **B**) differing in seed width. In this cross also, F_1 and F_2 were alike intermediate, but the latter was slightly more variable. It was found that the F_2 plants differed in genetic character as to seed width. An F_2 with low seed width (143 mm.) produced an F_3 likewise low (mean 141·3 mm.); an F_2 with seed width above the average (178 mm.) produced an F_3 of like character (mean 172·9 mm.). In interpreting this case it must be borne in mind that among the F_1 individuals differences of the same sort occurred as were thus shown to exist among the F_2 individuals. For a high F_1 individual (198 mm.) produced F_2 offspring likewise high (mean 178·7 mm.) but an F_1 individual of seed width 178 mm. produced F_2 offspring close to the general average (162·2 mm.). Between the F_1 parents in the two cases there was a difference of 20 mm.; between their progeny there was a corresponding difference of 16·5 mm. This shows that genetic differences in seed width existed among the F_1 as well as among the F_2 individuals. It seems probable therefore that similar genetic differences might have been found in the uncrossed races had they been looked for, and it becomes at least an

Table 1. Weight distribution of ducks. After PHILLIPS (1912 and 1913).

Class number	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Rouen								3	3	9	5	1	1
Mallard	23	54	23	2									
F_1		1	1	4	21	35	6	1	1				
F_2		1		6	10	22	13	9	1		1		

Table 2. Ear diameter in crosses of maize. After EMERSON and EAST (1913, p. 56).

Class means in mm.	22·5	24·5	26·5	28·5	30·5	32·5	34·5	36·5	38·5	40·5	42·5	44·5	46·5	48·5	50·5	52·5	54·5	56·5
Race A											2	2	2	1	2	4	5	2
Race B	15	32	14	3	1													
F_1						1	2	4	8	11	21	12	6	1				
F_2			2	6	23	35	38	69	50	43	30	17	8					

Table 3. Width of seed in crosses of maize. After EMERSON and EAST (1913, p. 63).

Class means in mm. (25 seeds)	11·3	11·8	12·3	12·8	13·3	13·8	14·3	14·8	15·3	15·8	16·3	16·8	17·3	17·8	18·3	18·8	19·3	19·8	20·3	20·8	21·3	21·8	22·3	22·8	23·3	23·8
Race A																		1	2	2	2	3	1	1		1
Race B		1	2	3	3	4	4	1																		
F_1									1	1	2	3	2	4	3	6	1	1		1						
F_2						5	7	12	10	31	23	24	15	26	12	12	6	5								
F_3 (from F_2, class 143)	1	6	1	6	10	13	15	9	8	6	4	1														
F_3 (from F_2, class 178)								1	1	5	7	5	9	10	13	2										

open question whether such a thing as a race pure genetically for any particular seed width is obtainable.

The explanation which has been adopted by most of those who have given attention to size inheritance is substantially that outlined by BATESON in 1902 and elaborated by NILSSON-EHLE in 1909, and is regarded by those who adhere to it as an "extension" of Mendelism.

On this view: (1) Size differences not of environmental origin are due to Mendelizing unit-factors or "genes". (2) These lack dominance, so that crosses produce intermediates, but they segregate when gametes are produced precisely as ordinary Mendelian unit characters do. (3) The unit factors which are responsible for size differences clearly distinguishable are numerous so that segregation does not occur in simple 1 : 2 : 1 ratios but in those which are so complex that they produce seemingly smooth continuous variation curves. (4) The more numerous such factors are, the more nearly will F_2 resemble F_1 in its variability. If their number were unlimited, it is possible that we should be unable to distinguish the variability of F_2 from that of F_1, in a limited number of observations.

This explanation, it seems to me, has arisen from the idea that Mendelian gametes are pure, the idea advanced but not adopted by BATESON in 1902, but accepted without question by most of those who have since concerned themselves with the study of Mendelism. The idea of gametic purity, however, has not received any adequate support from the few observations and experiments which have been made with a view to test its validity, and if we discard this idea the several assumptions involved in the so-called Mendelian explanation of size inheritance become quite superfluous.

By "gametic purity" in Mendelian crosses, we understand the idea that a particular unit-character is ever and always the same and can not be modified by crosses; that it emerges from a cross in the gametes formed by a cross-bred individual exactly the same as it existed in the pure-bred ancestor of the cross-bred.

In justice to BATESON, it should be said that when in 1902 he discussed the subject of gametic purity he scarcely had in mind absolute identity of a unit character at all times, as the foregoing definition implies. He expressly disclaims this idea, as the following passage (p. 128) shows:

"From analogy — an unsafe guide in these fields — and from what is known of discontinuous variation in general, we incline to the view that even though the figures point to a sharp discontinuity between

dominant and recessive elements, we shall ultimately recognise that the discontinuity between these elements need not be universally absolute. We may expect to find individuals, and perhaps breeds or strains, and even individual gonads or groups of gonads, in which the discontinuity is less sharp even in respect of these very characters; similarly, for such units definite departures from statistical equality between D and R germs may be expected. In Pisum, for instance, we cannot be far out in considering an average of 50 per cent. D and 50 per cent. R as a close approximation to the truth for both male and female cells, but there is nothing yet which proves even here that the discontinuity must be always and absolutely complete."

To show further that this idea was not an original part of Mendelism BATESON says, p. 129:

"Readers of MENDEL's paper will be aware that he laid down no universal rule as to the absolute purity of gametes, but merely pointed out that his results were explicable on the hypothesis of such purity."

BATESON also admits (p. 127) that there may be types of inheritance not entirely Mendelian:

"But besides the strictly allelomorphic or Mendelian distribution of characters among the gametes, we can imagine three other possible arrangements. (1) There may be a substantial discontinuity, the two types of gamete being connected by a certain proportion of intermediates, such as are often met with in cases even of almost complete discontinuity among zygotes. (2) There may be continuous variation among the gametes, shading from gametes pure to the one type, to gametes pure to the other type, the intermediates being the most frequent. (3) There may be no differentiation among the gametes in respect of parental characters at all, each representing the heterozygote characters unresolved. By a sufficiently wide survey, illustrations of each of these systems and of intermediates between them, will doubtless be found, and the classification of gametic differentiation according to these several types, in respect of various characters, in various species, will be a first step towards the construction of a general scheme of heredity."

The possibilities here outlined afford a sufficient basis for explaining size inheritance without invoking the pure-line idea of JOHANNSEN and the multiple factor hypothesis of NILSSON-EHLE, on which the "Mendelian" explanation of size inheritance rest. The facts which are supposed to warrant that explanation are (1) the increased variability of F_2 as compared with F_1, and (2) the fact that the variability again decreases in F_3 if the F_2 individuals are self fertilized. But these same facts

should be observable on one of the hypotheses stated by BATESON in the passage last quoted.

No one will, I think, question the view that size differences involve many distinct physiological processes within the organism, which are to a greater or less extent independent of each other, or at least independently variable, but this is very different from assuming that each of these processes constitutes a Mendelizing unit or factor, yet the current explanation of size inheritance assumes that only such units or factors are concerned in size inheritance, a wholly unwarranted supposition, it seems to me. For suppose that instead of regarding Mendelian gametes as pure, we regard them as capable of contamination in crosses, an hypothesis supported by a large amount of experimental evidence. Suppose further that we cross two races of animals one of which has twice the average size of the other, as PHILLIPS did when he crossed Rouen and Mallard ducks. We may for simplicity call the mean size of one race 3 and that of the other 6. If F_1 is strictly intermediate it will have a size value of 4·5. The experimental evidence shows unmistakably that in such cases the gametes formed by the F_1 individuals transmit this same size value, though with slight plus and minus variations, so that the F_2 generation formed by combinations of such gametes among themselves is somewhat more variable than F_1. It is conceivable that these plus and minus variants arise by contamination, the 3 and 6 gametes which united to form F_1 mutually influencing each other so that the original 3 gamete emerges from the cross with an increased value of 4, and the original 6 gamete emerges with a decreased value of 5. Gametes of such modified values (4 and 5) uniting inter se would produce the following array:

Values	4	4·5	5
Frequencies	1	2	1

Such an F_2 distribution would show greater variation than that of F_1 (assumed to be all 4·5). The variation would be about the same mean and might well be characterized as a blend with increased variability. Selection of extreme variates from the F_2 array would also be effective, since those of value 4 might be expected to produce an F_3 population of lower mean value and on the whole less variable than the population produced by an F_2 of value 4·5, itself produced by the dissimilar gametes 4 and 5.

Now I do not mean to assert that modifications induced by crossing are as definite and regular in occurrence as those assumed in the imaginary case just described. Such an assumption would accord better

with the idea of definite modifiers or factors of uniform value assumed in the current interpretation of size inheritance. What I mean to suggest is this, that it is unnecessary to invoke a multiplicity of size factors in order to explain the increased variability of F_2, since a single factor if it is subject to quantitative modification in the F_1 zygote would account for it equally well.

But, it may be asked, how can we on such an hypothesis account for the occasional case in which an F_2 individual is as extreme in size as the uncrossed grandparent, say as extreme as 3 or 6 in the illustration given. We have only to suppose that in such a case no modification occurs by contamination in the F_1 zygote, so that gametes are formed, not 4 and 5, but 3 and 6 respectively.

But it may be objected further, occasionally in F_2 an individual is obtained smaller than the small grandparent or larger than the large one; how can such occurrences be explained? Before requiring an explanation of such cases, it should first be established whether they really fall beyond the actual range of the grandparental race, or whether they merely fall beyond the empirical range as determined by an insufficient number of observations. For example in Table 3, it will be observed that in one of the F_3 families a variate is recorded (class 113) smaller than the smallest individual observed in the grandparental race, B. Emerson and East suggest that in view of such variation it seems possible that from this F_3 family selection might isolate "a stable type with seeds even smaller" than those of race **B**. But it should be observed that the empirical range of race **B** rests on 18 observations only, while that of the F_3 family includes 80 such observations, a number sufficient to more than double the accuracy of the determination. It is therefore not certain that the range of the F_3 family actually extends below that of race **B**; and if it does not, it would seem to afford much poorer material for selection in the direction of small seed size than the uncrossed race **B**, which has a much lower mean, and a variability nearly three-fourths as great as that of the F_3 family. (The coefficients of variation are given as $6{\cdot}05 \pm {\cdot}68$ and $8{\cdot}70 \pm {\cdot}46$ respectively; the means are 134·39 and 141·31 respectively.) It is scarcely safe to assume that genetic variation is wholly wanting in race **B**, though present in F_3, which is only a little more variable.

Is there any reason to think that a race of animals exists not variable genetically as to size? Jennings alone on the basis of direct observation seems to have answered this question in the affirmative. He believed that he had isolated eight "pure lines" of paramecium each

characterized by a different mean size. Within each "line" he was unable by selection to change the mean size. He concluded that the asexually produced descendants of a single paramecium constitute a pure line of constant mean size, aside from environmental influences; and that races characterized by a different mean size arise only in consequence of conjugation.

But these conclusions appear of doubtful validity in view of the work of CALKINS and GREGORY (1913) who have isolated from the asexually produced offspring of a single paramecium strains differing from each other in mean size more widely than the supposed "pure lines" of JENNINGS. If this is possible, we must conclude that genetic variations may arise in asexual as well as in sexual reproduction, and that they afford material for effective selection as to size. Horticultural experience with asexual methods of plant propagation supports this theoretical conclusion. Valuable horticultural varieties have repeatedly arisen in the course of the asexual propagation of plants.

So far as animals are concerned, "pure lines" have not been shown to exist; so far as plants are concerned, we have only the beans of JOHANNSEN said to be "pure" (that is devoid of genetic variation) for size of seed. The evidence that genetic variation is wanting in this isolated case is similar to that on which JENNINGS relied to distinguish pure lines of paramecium, namely his inability to modify the racial mean by selection. Whenever JOHANNSEN was able by selection to modify the racial mean, he assumed that he was dealing with a mixed "population"; whenever he was unable to modify the mean, he assumed that he was dealing with a "pure line". But the failure of JOHANNSEN in certain cases to detect a change in the racial mean in consequence of selection does not prove the non-existence of genetic variation in the race, any more than my own failure to discover a pure line of animals proves that such can not exist. Among JOHANNSEN's beans somatic variations may have been so much more numerous than genetic ones, that his methods failed to demonstrate the genetic variations. I have for some time desired to see the selection experiments repeated on the same material with a slight change of method, substituting the choice of plants for that of single seeds within the same line (as suggested by BELLING, 1912) in order to reduce the proportion of obviously somatic variations. At one time I even essayed to make the repetition myself, since no one else had, so far as I could learn, undertaken to do so. Professor JOHANNSEN had the great kindness to send me seed of one of his pure lines, but to my great regret I was unable to secure its

germination. The pure line work with beans is accordingly at present in the same position as that with paramecium before CALKINS and GREGORY undertook to verify it. It is quite possible that another observer repeating it might reach very different conclusions.

Since there exists general agreement concerning the facts of size inheritance in animals and plants, it has been necessary to consider only their theoretical significance. The currently accepted explanation, which its supporters choose to call "Mendelian", rests upon the idea of gametic purity in Mendelian crosses. It assumes that Mendelian unit characters are unchangeable and unvarying, and that when they seem to vary this is due to a modifying action of other unit characters (or factors). It assumes further that genetic variation can occur in no other way than by the gain or loss of unit characters (or factors) by the germ cells. These assumptions are not an original part of Mendelism; they are not found in MENDEL's original papers or in the early "Reports" of BATESON. They are an after-growth and if they deserve the name Mendelian, it is only in the qualified form neo-Mendelian. But what is more important, these basic assumptions lack any adequate experimental support. The idea of unit character constancy is a pure assumption. In numerous cases unit character inconstancy has been clearly shown, as in the plumage and toe characters of poultry according to the observations of BATESON and DAVENPORT, and the coat characters and toe character of guinea-pigs in my own observations. Unit-character inconstancy is the rule rather than the exception. How then can this observational fact be reconciled with the idea of unit-character constancy? Only by supposing that in cases of observed modification something has become associated with the unit character which modifies its somatic appearance. In a few cases such associated modifying factors have been demonstrated. I have found them in the case of the rough coat of guinea-pigs, and less certainly in the hooded coat pattern of rats. These modifiers are demonstrable because detachable. But does it follow that all modified unit-characters result from detachable modifiers? We are not warranted in thinking so unless the supposed modifiers can actually be detached and the modifications synthesized anew. But this is possible in a very small percentage of cases. As Mendelian characters are being subjected to more careful and critical study, it is found that the same unit character may assume a variety of forms. These are now called multiple allelomorphs. One way of looking at these is to consider them simple variants of a single genetic unit-character. But such a view is incompatible with the idea of unit character constancy,

and so we find such workers as PUNNETT (an uncompromising advocate of gametic purity) assuming whenever a modification has been observed that a distinct modifier has become "coupled" with the ordinary condition of the unit. Thus the Himalayan rabbit is on his view an ordinary albino plus a Himalayan modifier, (not as yet, however, detachable under experimental conditions); and a peculiar strain of dark black rabbits is to him a race of ordinary blacks plus a coupled darkening factor. This assumed darkening factor is, however, demonstrable only in a changed condition of the black ("extension factor") itself. No proof exists that it has a separate existence, as would be shown for example if it were capable of being detached from the black and introduced into a yellow race and then put back on black again. To assume the existence of a distinct modifying factor whenever a unit-character is observed to change is scarcely justified by present knowledge. It affords, it is true, as EAST has maintained, a workable terminology, tho it seems needlessly cumbersome and voices constantly a theory which may be false and at any rate is certainly unproved. Besides its objectionableness on theoretical grounds such a terminology is likely to mislead practical men who desire to apply the conclusions of genetic investigation to the breeding of farm animals and cultivated plants. Already we see its consequences becoming evident in the work of agricultural experiment stations. The current talk about "pure lines" and the "ineffectiveness of selection" is leading some to abandon hill selection of potatoes as useless and leading others to look to crossing dairy breeds of cattle for their further improvement rather than to selecting within the pure breed. Now such changes in practice may be in the right direction; undoubtedly they are if the "pure line" theory is true. I am only pointing out the importance of knowing whether or not the theory is true, the present lack of demonstrative or even probable evidence in its favor, and the desirableness of devising ways of putting it to an experimental test.

Bibliography.

BATESON, W. and Miss E. R. SAUNDERS, 1902: Report I. to the Evolution Committee of the Royal Society of London, 160 pp.

BELLING, JOHN, 1912: Selection in pure lines. Amer. Breeders' Magazine, vol. 3, p. 311.

CALKINS, G. N. and LOUISE H. GREGORY, 1913: Variations in the progeny of a single exconjugant of paramecium caudatum. Journ. Exp. Zool., vol. 15, pp. 467—525.

CASTLE, W. E., 1905: Heredity of coat characters in guinea-pigs and rabbits. Publication No. 23, Carnegie Institution of Washington, 78 pp., 6 pl.

— 1911: Heredity in relation to evolution and animal breeding. N. Y. and London, 184 pp., illustrated.

— 1909: (In collaboration with Walter, Mullenix, and Cobb.) Studies of inheritance in rabbits. Publication No. 114, Carnegie Institution of Washington, 70 pp., 4 pl.

Castle, W. E. and John C. Phillips, 1914: Piebald rats and selection, an experimental test of the effectiveness of selection and of the theory of gametic purity in Mendelian crosses. Publication No. 195, Carnegie Institution of Washington, 56 pp., 3 pl.

East, E. M., 1910: A Mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. Amer. Nat., vol. 44, pp. 65—82.

East, E. M. and H. K. Hayes, 1911: Inheritance in Maize. Conn. Agr. Exp. Station Bull. No. 167, 142 pp., 25 pl.

— — 1914: A genetic analysis of the changes produced by selection in experiments with tobacco. Amer. Nat., vol. 48, pp. 5—48.

Emerson, R. A., 1910: Inheritance of sizes and shapes in plants. Amer. Nat., vol. 44, pp. 739—746.

Emerson, R. A. and E. M. East, 1913: The inheritance of quantitative characters in maize. Research Bulletin No. 2 of the Agr. Exp. Station of Nebraska, 120 pp.

Goldschmidt, R., 1913: Zuchtversuche mit Enten I. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. 9, pp. 161—191.

Jennings, H. S., 1909: Heredity and variation in the simplest organisms. Amer. Nat., vol. 43, pp. 321—337.

— 1910: Experimental evidence on the effectiveness of selection. Amer. Nat., vol. 44, pp. 136—145.

Johannsen, W., 1909: Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena, 515 pp.

Lang, A., 1910: Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb., Bd. 4, pp. 1—23.

MacDowell, E. C., 1914: Size inheritance in rabbits. With a prefatory note and an appendix by W. E. Castle. Publication No. 196, Carnegie Institution of Washington.

Nilsson-Ehle, 1909: Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lunds Universitets Årsskrift, 82 pp.

Phillips, John C., 1912: Size inheritance in ducks. Journ. Exp. Zoöl., vol. 12, pp. 369—380.

— 1913: A further study of size inheritance in ducks with observations on the sex ratio of hybrid birds. Journ. Exp. Zoöl., vol. 16, pp. 131—148.

Punnett, R. C., 1912: Inheritance of coat-colour in rabbits. Journ. of Genetics, vol. 2, pp. 221—238, 3 pl.

Tammes, Tine, 1911: Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Rec. Trav. Bot. Neérl., vol. 8, pp. 201—288.

Wichler, G., 1913: Untersuchungen über den Bastard *Dianthus Armeria* × *Dianthus deltoides* nebst Bemerkungen über einige andere Artkreuzungen der Gattung *Dianthus*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb., Bd. 10, pp. 127—232, Taf. 3 u. 4.

Sammelreferat.

Über die Fortschritte der phylogenetischen Forschung bei den Foraminiferen in den Jahren 1911—13.

Von **Dr. Richard Schubert** (Wien).

In erster Linie sei hier die große Arbeit von L. Rhumbler erwähnt, deren I. Teil 1911 erschien[1]). Obwohl in diesem Abschnitt vornehmlich Organisation, Funktion und Entstehung der Foraminiferen in gründlichster Weise besprochen werden, ist doch auch bereits ein kurzer Überblick über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Foraminiferen auf Grund ihres Schalenbaues enthalten. Als Stammform faßt Rhumbler nackte Amöben mit retikulären Pseudopodien auf, die sich durch Hüllbildungen gegen äußere Einflüsse zu schützen suchten. Diese mögen bereits eine Gallerthülle besessen haben, die dann verfestigt oder durch Steinchen verstärkt wurde; beim Wachsen wurden diese Hüllen einfach erweicht und gedehnt *(Astrorhiza)*. Weiter erfolgte eine Festigung durch Ausscheidung pseudochitiniger, kalkiger oder kieseliger Bindemittel zwischen den Bausteinen des Gehäuses; in diesem Stadium wird das Gehäuse beim Wachstum entweder aufgebrochen und unter Einschaltung neuer Festigkeitsmaterialien gedehnt *(Saccammina)*, oder, was viel häufiger der Fall ist, durch Ansatz neuer Gehäuseteile vergrößert.

Durch einfachen Ansatz der neuen Schalenteile an der Mündung entstanden nun röhrenförmige Gehäuse, wie *Hyperammina* oder *Rhabdammina*. Wo mehrere Mündungen vorhanden waren, strahlten mehrere solcher Röhren von der ursprünglichen Schale aus *(Rhabdammina linearis)*. Durch Verzweigung der Ansatzröhren entstanden Formen wie *Hyperammina ramosa* und *arborescens*. Die hiermit verbundene Längenausdehnung erhöhte bei dünnwandigen Gehäusen und solchen mit spröder Kittmasse die Zerbrechlichkeit und erschwerte den Transport derselben ungemein. Um diese Gefahr zu vermeiden, sei das Streben entstanden, die wachsenden Röhren auf einen kleineren Umfang zu-

[1]) Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plankton-Expedition. Zugleich Entwurf eines natürlichen Systems der Foraminiferen auf Grund selektionistischer und mechanisch-physiologischer Faktoren. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung, Kiel und Leipzig 1911, III L c I. Teil, 331 Seiten, 39 Tafeln.

sammenzudrängen. Dies sei dadurch möglich gewesen, daß die zylindrische Röhre sich entweder allmählich erweiternd zu einer trichterartig gestalteten Röhre mit offener *(Jaculella)* oder durch einen Deckel geschlossener *(Hippocrepina)* Mündung weiterwuchs oder, statt in gerader Richtung fortzuwachsen, in mehrfacher Windung sich aufknäuelte. Diese Windungen seien anfangs noch sehr unregelmäßig angeordnet gewesen, dann aber auch in einer regelmäßigen Spirale angeordnet worden. Dieser bei den Monothalamen höchste Aufwindungsmodus habe besonders zwei Vorteile gehabt: er machte durch größere Raumgewährung seltener einen Neuansatz von Wachstumsstücken nötig, belastete also das Tier weniger mit Baugeschäften und verlieh außerdem der wachsenden Schale eine größere Festigkeit.

Die Entwicklung der polythalamen Schalen sei von den langgestreckten Röhren ausgegangen. Als erste Stufe seien die bisweilen an manchen röhrenförmigen Schalen zu beobachtenden leichten Einschnürungen zu betrachten, welche darauf schließen lassen, daß das Wachstum bereits ein periodisches zu werden im Begriffe stehe. Ein solches periodisches Wachstum scheint für den Schalenträger deshalb von Bedeutung gewesen zu sein, weil vielfach an rezenten Formen beobachtet wurde, daß die Foraminiferen vor dem Ausbau neuer Kammern sich in ihre Schale zurückziehen, ohne Nahrung aufzunehmen. Durch ein periodisches Wachstum sollten also die mit dem Schalenbau verbundenen Störungen möglichst beschränkt werden. Da nun die Kugelform die beste Raumausnützung bietet, denkt sich Rhumbler die Entstehung der Nodosinellen des Kohlenkalkes durch Vermittlung der segmentierten Röhren aus den röhrenförmigen Formen und aus den Nodosinellen die Nodosarien hervorgegangen. In der jedesmaligen Verengerung des Gehäuses bei der jeweiligen Kammermündung habe nun jedesmal die Gefahr des Zerbrechens aufs neue gedroht; diese Gefahr der Zerbrechlichkeit habe übrigens zur Entstehung der Lageninen aus den Nodosarinen geführt, obwohl sich analog dem Kalkigwerden der Nodosinellen Lagenen auch durch Kalkigwerden monothalamer *Reophax*- oder Proteoninenartiger Formen entstanden denken ließen.

Die Zerbrechlichkeit der Kammern sei nun vornehmlich durch drei Mittel vermieden worden, durch welche eine erhöhte Festigkeit erzielt wurde: durch engeres Zusammenschieben der neuen Kammern, durch das Mittel der Aufknäuelung und durch Kombination dieser beiden Anwendungen. So entstanden die verschiedensten spiralen, textularien- und miliolidenartigen Aufknäuelungen, bei denen immer die neugebildeten Kammern einen verschieden großen Teil der älteren Kammern umfaßten. Bei verschiedenen Reihen kam es angeblich aus Festigkeitsgründen zu starken Umfassungen und völliger Umhüllung. Dies letztere ist besonders bei den Formen mit imperforater Schale häufig der Fall, wo die älteren Kammern, da immer nur die letzte mit der Außenwelt durch die Pseudopodien der Mündung in Verbindung steht, durch die Umhüllung nicht geschädigt werden. Bei den Formen mit perforierten Schalen dagegen kommunizieren alle Kammern durch Poren mit

der Außenwelt: der durch Umhüllung der älteren Kammern erzielte Schaden wurde nach Ansicht des Verfassers wohl mit Recht durch die Ausbildung von Kanalsystemen kompensiert, so daß die Festigkeitsbestrebungen auch hier ohne Schädigung einsetzen konnten.

Diese Festigkeitsbestrebungen nun, die L. Rhumbler bereits 1895 als wichtigsten Entwicklungsantrieb erklärte, gelten ihm nun auch in dieser Abhandlung als zweifellos, so daß er sich den phylogenetischen Entwicklungsgang durch die Festigkeitsauslese beherrscht denkt. Indem er daher von der Voraussetzung ausging, daß einer der wesentlichsten Gründe der Fortentwicklung bei den Foraminiferen das Streben nach höherer Festigkeit sei, veranlaßten ihn die (oft nur scheinbar) weniger fest angeordneten Endkammern mancher Mischformen unter den Foraminiferen zu dem Schlusse, eine auf die Ausbildung weniger fester Gehäuse gerichtete Entwicklung sei nicht denkbar, und daher müsse das biogenetische Grundgesetz bei solchen Foraminiferen umgekehrt gelten. Diese umgekehrte Gültigkeit soll dies Grundgesetz nach der jetzigen Ansicht Rhumblers jedoch nur dort haben, wo die Festigkeit der Schalen in Betracht komme, während die kugelförmig umhüllende *Orbulina* als Endstadium von Globigerinen aufgefaßt, die noch nicht globigerinenartig geblähten, sondern pulvinulinenartigen Anfangskammern mancher Globigerinen als Ausdruck der Abstammung der Globigerinen von nicht geblähten Rotaliden gedeutet und die sich aus Psammophaeren entwickelnden Saccamminen als spätere, die Psammosphaeren als ursprüngliche Formen anerkannt werden. Auch bei *Reophax*-Arten mit ungekammertem Anfangsteil wird dieses als phylogenetisch älteres Stadium anerkannt, doch nur, weil die röhrenförmige Schale fester sei als das leichter zerbrechliche perlschnurartige *Reophax*-Gehäuse und daher an dem besonderer Festigkeit bedürfenden Anfangsteil erhalten geblieben sei.

Die Festigkeitssteigerung spiele bei Ausbildung der Foraminiferenschale immer und immer wieder die erste Rolle; wenn die nach dem biogenetischen Grundgesetze überkommene Ausbildungsfolge der sukzedierenden Schalenteile dem Festigkeitsbedürfnis des Primordialendes nicht genüge, werde eine andere Ausbildungsfolge eingesetzt, genüge sie dagegen, dann werde sie beibehalten.

Zur Begründung dieser Annahme, und daß die Entwicklungstendenz trotz der phylogenetisch abfallenden Schalenontogenie vorschreite, werden einige Tatsachen angeführt:

1. Soll die nodosarienartige *Nodobacularia tibia* in der Trias, die anfangs eingerollten und nur am Wachstumsende nodosarienartigen Ophthalmidien erst im Lias vorkommen,

2. gebe es Mischformen unter den Foraminiferen, die am Anfangsende eine Ausgestaltung besitzen, die in uniformer Durchführung sonst nicht bekannt sei *(Ehrenbergina, Psammonyx)*,

3. gebe es keine Formen, die zwei Aufwindungsweisen in sich vereinen und die nicht den höheren Aufwindungsmodus am Anfangs-, den niederen am Wachstumsende trügen,

4. kämen bei den höchsten Formen, z. B. Rotaliariden und Spitzen anderer Familien, wie der Milioliniden, keine Mischformen vor.

Außerdem sollen sich die palaeontologischen Ergebnisse mit der Gültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes nicht vereinen lassen. Die mangelnde Beweiskraft dieser vorgebrachten Gründe wurde vom Referenten[1]) dargelegt und bezüglich 1. erwähnt, daß die übrigens auf ein Fragment gegründete *Nodobacularia tibia* nur irrtümlich aus der Trias beschrieben wurde, in Wirklichkeit auch aus dem Lias stammt.

2. *Ehrenbergina* gehört nicht zu den Textulariden, wo eingerollte Formen tatsächlich wenig bekannt sind, sondern zu den Buliminiden, bei denen in *Bulimina* wie *Cassidulina* Schaleneinrollungen nicht selten sind, und bezüglich *Psammonyx* hat Rhumbler selbst ja auch ganz eingerollte Formen (auf Taf. III) abgebildet.

Bezüglich 3. wird auf die Mischtypen *Amphimorphina* (anfangs *Frondicularia*-, dann *Nodosaria*-artig) und *Staffia* (anfangs *Nodosaria*-, dann *Frondicularia*-artig) sowie *Flabellinella* (anfangs *Vaginulina*-, dann *Frondicularia*-artig) und *Frondovaginulina* (anfangs *Frondicularia*-, dann *Vaginulina*-artig) hingewiesen, und auch betreffs des 4. Punktes als Übergangsformen bei den höchstentwickelten Gruppen wie *Planorbulina, Gypsina, Operculina — Heterostegina — Cycloclypeus,* die trematophoren Milioliden etc. erwähnt.

Die anscheinenden palaeontologischen Dissonanzen schließlich wären nur dann vorhanden, wenn die als Gattungen beschriebenen Foraminiferentypen sich alle nur einmal entwickelt hätten; sie verschwinden jedoch bei der Erkenntnis eines polyphyletischen Ursprunges mehrerer Gattungen, den ja auch Rhumbler annehmen muß, da auch er die Mischformen als Übergangsformen auffaßt, freilich in umgekehrter Reihenfolge, als sich bei Annahme der normalen Gültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes ergibt.

Auch vom Referenten wird die Bedeutung der Festigkeit der Gehäuse für die Foraminiferen anerkannt, doch glaubt er, daß durch Versteifung und mannigfache Skulpturen die Zerbrechlichkeit vermindert und auch, wo solche in auffälligem Maße besteht, wie z. B. bei den Orbitolitiden, durch Vielkernigkeit und Ergänzungsfähigkeit der Fragmente diese ersetzt wird.

Daß die Festigkeitsbestrebungen nicht die Bedeutung für die Entwicklung haben können, scheint übrigens gerade aus den palaeontologischen Verhältnissen hervorzugehen. Zu den am leichtesten zerbrechlichen Formen gehören die einreihigen Nodosarien, deren Bau an Endkammern verschiedener Mischformen schon seit dem Palaeozoicum ersichtlich ist. Nach Rhumbler würden sich also die zerbrechlichen Nodosariden schon seit dem Palaeozoicum der Festigkeit wegen in verschiedene spirale, geknäuelte und mehrreihige Formen umgewandelt haben, und trotzdem ist diese Gruppe in der Jetztzeit ganz und gar nicht verschwunden, sondern gerade seit den geologisch

[1]) Über die Gültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes bei den Foraminiferen. Centr. Min. 1912, S. 405.

jüngsten Zeiten offenkundig im Aufblühen begriffen. Diese Tatsache erklärt sich aber bei der Annahme einer normalen Gültigkeit des erwähnten Gesetzes daraus, daß sich eben aus den verschiedensten Typen seit dem Palaeozoicum Formen mit einreihigen Kammern entwickelten. Ergibt sich doch bei zwei- oder mehrreihigen und schraubig-spiralen Formen, sobald ein (durch äußere Einflüsse) bedingtes stärkeres Kammerwachstum im Laufe der individuellen Entwicklung eintritt, soweit sich nicht umfassende Kammerformen ausbilden, notwendig eine Verminderung der Mehrreihigkeit und schließlich Entstehung von Typen mit einreihig aufeinander gelagerten Kammern.

In einer anderen Arbeit[1]) weist Referent u. a. bei zwei Fällen darauf hin, daß die einreihigen Endkammern bei Mischformen nicht für eine umgekehrte Gültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes sprechen. Die Siphonalstränge entosolener Mischformen verlaufen nämlich bei den einreihigen Endkammern von *Clavulina* und *Sagrina* nicht in gerader Linie, wie dies bei normalen Nodosarien der Fall sein sollte, sondern trotz äußerlicher Einreihigkeit (an einem Fall von 14 Nodosarienkammern einer *Sagrina raphanus*) dem schraubig alternierenden Anfangsteile entsprechend in leichtem Zickzack. So verständlich diese Tatsache ist, wenn *Sagrina* als eine sich aus Uvigerinen entwickelnde *Nodosaria* gedeutet wird, so unverständlich wäre sie, wollte man annehmen, in dieser Mischform läge eine Übergangsform von *Nodosaria* zu *Uvigerina* vor.

In einer Studie „über die Verwandtschaftsverhältnisse von *Frondicularia*“[2]) legte der Referent dar, daß auch *Frondicularia* und *Rhabdogonium* nicht einheitliche Gattungen darstellen. Die ältesten Frondicularien finden wir bereits im Palaeozoikum, besonders im Perm, wo sie sich wie die Lingulinen aus Nodosarien offenbar in ähnlicher Weise entwickelten, wie später gelegentlich im Tertiär (*Staffia tetragona* durch allmähliches Flacherwerden des bei Nodosaria im Querschnitt runden Gehäuses. Spätestens vom Jura setzt dann die reiche Entwicklung von Frondicularien aus Cristellarien ein, wie die zahlreichen als *Flabellina* beschriebenen Mischformen erkennen lassen. In der Oberkreide sind dann in *Flabellinella* Mischformen von Frondicularien bekannt, deren vaginulinenartiger Anfangsteil die Herkunft von dieser Gattung beweist. Aus dem Tertiär und der Gegenwart schließlich kennt man in *Plectofrondicularia* und *Spirofrondicularia* *Frondicularia*-artige Formen mit oft nur mehr ganz wenigen *Bolivina* und *Bulimina* Anfangskammern, die darauf hinweisen, daß sich unter den Foraminiferen mit Frondicularienbau auch Abkömmlinge dieser beiden Gattungen befinden.

Was *Rhabdogonium* anbetrifft, so entwickelten sich die ältesten Vertreter dieses Schalentypus im Jura (vielleicht schon im jüngeren Palaeozoikum) durch Kantigwerden des Querschnittes aus Nodosarien, und zwar

[1]) Die fossilen Foraminiferen des Bismarckarchipels. Abh. k. k. geol. R. A. XX, 1911, Heft 4.

[2]) Verh. k. k. geol. R. A. 1912, S. 178.

in ähnlicher Weise, wie wir z. B. in der unterkretazischen *Dentalinopsis* den umgekehrten Vorgang beobachten können, indem sich hier aus kantigen Rhabdogonienkammern runde Dentalinenkammern entwickeln. In der Oberkreide entwickelte sich, indem die Sarcode statt nach zwei Richtungen wie bei *Frondicularia* nach drei Richtungen abfloß, ein weiterer *Rhabdogonium*-Typus, für den der Name *Tribrachia* vorgeschlagen wurde (Beißels und Dettmers dreischenklige Frondicularien). Im Tertiär und in der Gegenwart beobachtet man schließlich äußerlich ganz *Rhabdogonium*-artig gebaute Formen, deren bei näherer Untersuchung meist noch vorhandener *Tritaxia*-Anfangsteil die Abstammung derselben von Tritaxien und sie selbst noch als Clavulinen erkenntlich machen.

In dieser Studie wird noch die Möglichkeit erwogen, ob manche der vereinzelt vorkommenden Mischformen nicht aus Verschmelzung zweier oder mehrerer mikrosphärischer Isogameten oder makrosphärischer Agameten jener Formen entstanden, die in den verschieden angeordneten Gehäusebestandteilen zum Ausdruck gelangen, also durch eine Art Bastardierung.

Diese Vermutung wird besonders unter Hinweis auf die bei Nummuliten, Alveolinen, Fusulinen und anderen höher organisierten Foraminiferen beobachteten und gar nicht so seltenen Verschmelzungen von zwei oder mehreren Makro- oder Mikrosphären, doch auch Makro- und Mikrosphären ausgesprochen. Allerdings kennt man bisher sicher nur solche Verschmelzungen bei „Keimen" oder Anfangsstadien ein und derselben Art, doch scheint auch eine Verschmelzung verschiedener Formen bei Berücksichtigung der Kreuzungen von weit höher organisierten Tieren und auch Pflanzen gar nicht so befremdlich; ein Nachweis freilich ließe sich vielleicht nicht einmal schwer auf experimentellem Wege an rezenten Foraminiferen erbringen.

Über die Entwicklung der **Nummuliten** verdanken wir einige allem Anschein nach wertvolle Ausführungen J. Boussac[1]). Im Gegensatz zu der rein morphologischen und nicht durchgreifenden Unterteilung der Nummuliten in vier Untergattungen (*Laharpeia, Bruguiereia, Paronaea, Gümbelia*) durch P. L. Prever unterscheidet Boussac nach dem Septenbau verschiedene Reihen: so denkt er sich den untereozänen *Nummulites bolcensis* als Ausgangsform der mitteleozänen *Num. irregularis* und *Murchisoni* und als Fortsetzung des ersteren *Num. distans, complanatus* und *montefriensis;* den an der Basis des Mitteleozäns auftretenden *N. Ramondi* (*globulus*) als Ursprungsform von *Num. atacicus* und des obereozän-oligozänen *N. vascus* (und *incrassatus*) und davon abzweigend *Num. Chavannesi* und *budensis.* Vom obereozänen *N. striatus* wird *N. Bouillei* und *pulchellus* abgeleitet, vom mitteleozänen *N. Lucasanus* Defr. *N. Partuli, laevigatus* und von diesem letzteren *N. Brongniarti,* auch *perforatus;* dieser wieder setzte sich im obereozänen *N. fabiani* fort, aus dem sich durch

[1]) In Mém. explic. Cart. geol. dét. France. Paris 1911 (Études paléont. sur le Nummulitique alpin).

Rückbildung der Körnelung und Feinerwerden des Septalnetzes der oligozäne *N. intermedius* entwickelte.

Die Entwicklung der *Assilinen* denkt sich der Verfasser nach den geologischen Vorkommen wohl mit Recht als von *Assilina praespira* abstammend, aus der sich *Assilina spira*, dann *Ass. granulosa-exponens* entwickelte.

In phylogenetischer Beziehung bemerkenswert erscheint ferner, daß bei den Nummuliten wie bei den übrigen Foraminiferen mit der Entstehung einer neuen Form, die ältere, aus der sie sich allem Anscheine nach entwickelte, keineswegs verschwindet, sondern noch eine Zeitlang gemeinsam mit der neuen Form weiterlebt. So sehen wir *Nummulites laevigata* von der Basis des Mitteleozän bis zum Schlusse dieser Stufe verschiedentlich auftreten, ähnlich ist es mit *Assilina praespira* der Fall, mit *Nummulites irregularis* etc.

Über die Abstammung der Nummuliten spricht sich Verfasser nicht klar aus. Einerseits scheint er der Ansicht H. Douvillés beizustimmen, daß *Assilina praespira* von *Operculina canalifera* abstamme, andererseits gibt er bei Besprechung von *Nummulites Orbignyi* ohne gegenteilige Bemerkung de la Harpes Meinung wieder, daß diese Art Merkmale von *Nummulites, Assilina* und *Operculina* vereine. Da es sich um eine obereozäne Art handelt, könnte diese Art nur als eine Übergangsform von *Nummulites* über *Assilina* in Operculinen gedeutet werden, was auch damit in Einklang stände, daß Operculinen vielfach einen Nummuliten-artigen Anfangsteil besitzen. Der scheinbare Widerspruch, daß Operculinen schon in der Kreide auftritt, dürfte sich so lösen, daß eben auch diese „Gattung" zu verschiedenen Zeiten aus verschiedenen Formen entstand.

Mit der Entwicklung der **Dictyoninen** beschäftigte sich der Referent[1]). Den Ausgangspunkt dieser Reihe stellt die planospirale oder etwas unsymmetrisch spirale sandig-agglutinierte Gattung *Lituola* dar, die durch ihren labyrinthischen Kammerbau sich von den einfachen Haplophragmien unterscheidet. Aus *Lituola* entwickeln sich durch Reduktion des eingerollten Anfangsteiles und kegelförmige Verbreitung, sowie Überwiegen des nicht eingerollten Gehäuseteiles zunächst *Lituonella* Schlumb., an der auch bis auf eine periphere ringförmige Zone die Mündungswand siebartig perforiert ist.

Eine weitere Entwicklungsstufe stellt *Coskinolina* Stache dar, bei welcher dieser ringförmige Abschnitt der Kammern durch radiale Septen regelmäßig untergeteilt ist, wodurch an der Oberfläche ein grobes Netzwerk sichtbar ist. Infolge gänzlicher Reduktion eines spiralen Anfangsteiles entstand die rein kegelförmige *Chapmania* Silv., deren Bau auch infolge rein kalkiger Ausbildung viel zierlicher ist. Der sandig-agglutinierte *Dictyoconus* Blank. schließlich besitzt einen fast ganz reduzierten spiralen Anfangsteil, stellt aber durch Ausbildung eines feinen kortikalen Netzwerkes strukturell das vorge-

[1]) Über *Lituonella* und *Coskinolina* liburnica Stache, wie deren Beziehungen zu den anderen Dictyoconinen. Jahrb. k. k. geol. Reichsanst., LXII, Wien 1912, S. 195.

schrittenste sicher bekannte Entwicklungsstadium der Dictyoconinen dar. Durch den Besitz von Zwischenskelettpfeilern schließlich soll sich *Conulites* Carter von *Dictyoconus* unterscheiden. Als letzter rezenter Ausläufer dieser Reihe wird schließlich, wenn auch mit Vorbehalt, die Gattung *Conulina* Orb. angesprochen, diese rein uniserische kegelförmige Gattung mit siebartiger Mündungswand, über deren Schalenstruktur leider keine näheren Angaben vorliegen.

Diese Studie wurde durch Auffindung von Coskinolinen und Lituonellen im unteren Lutetien Dalmatiens veranlaßt; außer *Coskinolina liburnica* Stache, die ein vorgeschrittenes Stadium von *Lituonella* Roberti darstellt, fand sich in denselben Schichten noch eine andere Dictyconine im Lituonellenstadium, die als *Lituonella liburnica* Schub. beschrieben wurde und von einer anders gebauten Lituolenform abstammt. Es gilt daher auch hier wie sonst bei den Foraminiferen, daß, „was wir als Gattung bezeichnen, in vielen Fällen nur das morphologisch gleiche, in Form einer kurzen Beschreibung zusammenfaßbare Stadium verschiedener Reihen darstellt."

In einer Arbeit über zwei neubenannte Miliolidentypen *Rhipidionina* und *Rhapydionina* aus dem istrischen Alteozän veröffentlichte G. Stache[1]) auch einige Erwägungen über die Abstammungsverhältnisse derselben. Er hält es am wahrscheinlichsten, daß diese beiden sekundär gekammerten peneroplidenartigen Formen einer früher erloschenen Zweigreihe derselben älteren noch unbekannten Stammform angehören, wie die Zweiglinie der erst aus der Tertiärzeit bekannten und bis in die Jetztzeit in starker Entwicklung erhalten gebliebenen Peneroplidae. Die beiden neubenannten Typen gehören eigentlich einer einzigen Entwicklungsreihe an, da die fächerförmige *Rhipidionina* meist noch einen (lediglich in bezug auf die Kammeranordnung) nodosarienartigen *Rhapydionina*-Anfangsteil erkennen läßt. Der am Schlusse der Arbeit erwähnte Hinweis auf die Ähnlichkeit mit gewissen Xenophyophoriden könnte vielleicht bei eingehendem Vergleich interessante genetische Tatsachen ergeben.

Weiterhin werden in dieser Arbeit G. Staches noch strukturelle Einzelheiten der oberkretazischen Gattung *Keramosphaerina* Stache (= *Bradya* Stache) gebracht, deren letzten Überrest die rezente Tiefseeform *Keramosphaera* darstellt. Darunter ist besonders die Feststellung spiral angeordneter Anfangskammern von phylogenetischem Interesse, weil damit die freilich nicht befremdliche Herkunft der konzentrisch kugeligen *Keramosphaera* von Formen mit spiral angeordneten Kammern erwiesen scheint. Die Unterschiede der ursprünglich als *Bradya* beschriebenen *Keramosphaerina* von der rezenten *Bradya* sind übrigens sehr gering, vielleicht so unbedeutend, daß sie eine generische Abtrennung gar nicht rechtfertigen.

Schließlich wäre noch eine Arbeit von J. Deprat[2]) zu erwähnen, die

[1]) Jahrb. k. k. geol. R. A. LXII, Jahrg. 1912, Wien 1913, S. 659.

[2]) Étude des Fusulinidés de Chine et d'Indo-Chine et Classification des calcaires à Fusulines. Mém. Serv. géol. Indochina, vol. I, fasc. III. 3. Teil, Hanoï 1912.

uns wichtige Aufschlüsse über einige Gattungen der **Fusuliniden** brachte. In *Schwagerina prisca* lehrte uns Deprat eine primitive *Schwagerina* kennen, die direkt an *Fusulinella* anknüpfen dürfte, und in *Schwagerina Douvillei* aus dem indochinesischen Perm eine Weiterentwicklung von *Schw. princeps*.

Die in dieser Arbeit beschriebenen oberkarbonen *Doliolina Aliciae* und *Claudiae* stellen ferner die primitiveren, noch weniger gestreckten Vorläufer der permischen *Dol. lepida* dar, während die oberpermische *Dol. pseudolepida* nur eine wenig modifizierte Fortbildung der *Dol. lepida* darstellt.

Wichtige Bindeglieder zwischen *Neoschwagerina* und *Sumatrina* bilden die neu gefundenen Arten *Neoschwagerina multicircumvoluta* und *Sumatrina multiseptata*. Erstere Form unterscheidet sich vom Typus der Neoschwagerinen *(N. craticulifera)* durch gestrecktere Kammern und mehrere vom Kammerdache herabhängende Pseudosepten, letztere schon durch eine bedeutend vorgeschrittene strukturelle Individualisierung derselben, wodurch der Übergang zu *Sumatrina Annae*, der höchstentwickelten Form, hergestellt wird.

Referate.

Toyama, K. On certain characteristics of the Silk-worm which are apparently non-Mendelian. Biol. Centralbl. Bd. 32, S. 593–607, 1912.

Toyama, K. Maternal Inheritance and Mendelism. (First Contrib.). Journal of Genetics, vol. 2, p. 351—405. Pl. XX. 1913.

Toyama hat die Vererbung bei dem Seidenspinner eingehend studiert und schon mehrere Berichte über seine Experimente erstattet. In der ersten der vorliegenden Arbeiten teilt Verf. zuerst eine Übersicht der von ihm studierten Raupenmerkmale mit, deren Anlagen sich nach der Mendelschen Regel vererben, und führt auch an, ob sie dominant oder rezessiv sind. Sodann bespricht er die in der Literatur lebhaft diskutierte Frage von der Vererbung der Kokonfarbe und gibt auch eine Erklärung darüber, daß einmal die gelbe, ein andermal die weiße Farbe dominiert. Diese Erklärung ist jedoch durchaus ganz falsch und streitet ganz gegen die übliche Auffassung der Presence-absence-Hypothese. Da Verf. aber in dieser Zeitschrift (Bd. X, Heft 3, S. 233—241) das Rätsel, wie es scheint, ganz richtig löst, indem er die Farbe von zwei Faktoren abhängig macht, erstens einem Faktor für Pigment und zweitens einem Hemmungsfaktor, so dürfte eine Widerlegung der älteren Auffassung Toyamas hier überflüssig sein. Hiernach folgt eine Darstellung der Kreuzungsversuche von Rassen, deren Eier in Farbe und Form verschieden sind. Da Verf. diese Versuche in der zweiten Abhandlung eingehend behandelt, so werden wir sie erst später besprechen. Zum Schluß eignet Verf. einige Worte dem verwickelten Problem der Vererbung des Uni-, Bi- und Multi-voltinismus, d. h. der Eigenschaft des Seidenspinners in einem Jahre eine, zwei oder mehrere Generationen zu entwickeln. Toyama schließt sich der Auffassung von Mc Cracken an, daß die Vererbung eine maternelle ist, meint aber, daß sie in hohem Grade durch die Einwirkung der Temperatur abgeändert werden kann. Bivoltinistische Rassen können durch Einfluß hoher Temperatur während der Entwicklung der Eier in univoltinistische verwandelt werden, wogegen herabgesetzte Temperatur in demselben Entwicklungsstadium zwei oder sogar mehrere Generationen hervorruft. Die univoltinistische Rasse ist weniger leicht modifikabel. Durch diese Entdeckung werden die eigentümlichen, einander widersprechenden Ergebnisse verschiedener Forscher erklärt, welche Resultate Castle zur Annahme eines Dominanzwechsels veranlaßten (vgl. das Ref. über Mc Cracken und Castle in dieser Zeitschrift. Bd. VII, S. 73, wo Referent schon die Bedeutung der Milieueinflüsse betont hat).

In der zweiten Abhandlung werden, wie gesagt, die verschiedenen Merkmale der Eier und die Vererbung ihrer Anlagen behandelt. Die Vererbung gestaltet sich sehr verwickelt, denn die Farbe der Eier ist in erster

Linie bedingt von der Eierschale, dem Eidotter und der Serosa des sich entwickelnden Räupchens. Die Schale und der Dotter sind aber Teile des Muttertieres und gehören derselben Generation an, während die Serosa schon das Produkt der vereinigten Sperma- und Eikerne ist und demzufolge zu einer späteren Generation als Schale und Dotter gezählt werden muß. Hierdurch wird eine Untersuchung sehr erschwert. Toyama ist sich dessen klar bewußt, betrachtet aber dennoch das ganze Ei als zu einer Generation gehörend, was vielleicht praktisch ist, aber theoretisch nicht gut begründet erscheint. Bei der von Toyama benutzten Bezeichnungsweise, nach welcher die neue Generation mit dem frisch abgelegten Ei anfängt, — nicht mit dem Kopulationsakt der beiden Kerne der Sexualzellen —, müssen selbstverständlich Farbe, Form und Struktur der Eischale sowie Farbenton des Eidotters eine maternelle Vererbung zeigen, d. h. immer dieselben Eigenschaften wie das Muttertier besitzen. Hierin liegt aber, wie gesagt nichts Überraschendes, denn die genannten Teile sind direkt Produkte des Muttertieres. Im höchsten Grade auffallend ist dagegen die Entdeckung Toyamas, daß auch die Merkmale der von dem Raupenembryo gebildeten Serosa, immer nur durch die Anlagen der Mutter bestimmt werden, trotzdem das Räupchen selbst eine andere genotypische Zusammensetzung haben kann. An mehreren Merkmalen zeigt Verf. in zahlreichen Zuchten, reich an Individuen, daß dies tatsächlich der Fall ist. Nur die karmesinrote Farbe der Serosa verhält sich wie ein normales monohybrides Merkmal, ohne die maternelle Vererbung zu zeigen. Dagegen scheint der Besitz dieser Anlage in irgend einer Korrelation zu einer stark gesteigerten Sterblichkeit zu stehen.

Die Analyse der Vererbung der Eimerkmale ist selbstverständlich mit den allergrößten Schwierigkeiten verknüpft, denn eine Folge der maternellen Vererbung ist, daß der Experimentator seinen Tieren nicht ansehen kann, was sie für eine genotypische Zusammensetzung haben, und deshalb seine Kreuzungen aufs Geratewohl ausführen muß. Daß eine Analyse trotzdem möglich ist, obgleich sie ein sehr großes Material erfordert, beweist Toyama durch seine Untersuchung.

Toyamas Arbeit ist mühsam und zeitraubend gewesen. Wir können ihm dankbar sein, daß er Klarheit in die komplizierten Verhältnisse gebracht hat, und mit ihm hoffen, daß er uns auch die Ursachen der bisher ganz rätselhaften Erscheinung der maternellen Vererbung entdecken wird.

Federley, Helsingfors.

Honing, J. A. Kruisingsproeven met Canna indica. [Bastardierungsversuche mit Canna indica]. (Versl. Kon. Akad. Wet. Amsterdam. Afd. Wis-en. Naturk. Deel XXII. S. 773—779, 31. Jan. 1914.)

Bastardierungsversuche an Canna indica sind deshalb von besonderer Wichtigkeit, weil C. indica in den Keimzellen nur drei Chromosomen besitzt, und durch diese Untersuchungen klargelegt werden kann, ob wirklich die Mendelspaltung und die Chromosomenreduktion in kausalem Verhältnis stehen. Verf. wandte für seine Versuche in Deli zwei verwilderte Canna-Varietäten an: eine grünblättrige, samenbeständige und eine rotberandete, sich aufspaltende Varietät. Die rote Farbe der letzteren war beschränkt auf den Blattrand, den Stengel und die kegelförmigen Papillen auf den unreifen Früchten. Die Spaltungen der gesellbsteten roten Individuen gaben entweder die Zahlenverhältnisse 3 : 1 (z. B. 27 rot : 10 grün, 44 : 15, 24 : 8), oder 9 : 7 (z. B. 146 rot : 123 grün, 53 : 38, 31 : 24, 41 : 29) oder auch 27 : 37 (7 rot : 10 grün, 11 : 15). Diese Spaltungen wären zu erklären durch An-

nahme dreier Rot-Faktoren, von welchen dann in den roten Pflanzen 1, 2 oder 3 heterozygotisch waren, also ein trigenes Merkmal. Aber dann müßte die ganze heterozygotische Nachkommenschaft einer 3 : 1 aufspaltende Pflanze (z. B. seine R 4) immer wieder in 3 : 1 spalten. Dies geschah nicht, weil z. B. R 4—1—11 in der dritten Generation eine Spaltung zeigte von 9 : 7 (146 rot : 123 grün). Ebenso gab seine R 13 und R 13—1 eine Spaltung 3 : 1; während die Kinder dieser letzten, R 13—1—13 das Verhältnis 27 : 37 (7 rot : 10 grün) ergaben. Bastardierungen zwischen „reinroten" und „reingrünen" Pflanzen gaben ähnliche Resultate: z. B. aus einer Kreuzung mendelten sechs F_1-Pflanzen in der F_2 wie 27 : 37 (95 : 127; 10 : 13; 8—10 (?); 83—112; 28 : 30 und 36 : 41), eine siebente aber noch 3 : 1 (45 : 17). Verf. schließt aus diesen Ergebnissen, daß die drei Faktoren für rot nicht immer vollständig mendeln; also sind drei Möglichkeiten ergeben: 1. alle drei spalten sich unabhänging (27 : 37), 2. zwei sind durch „Koppelung" verbunden (9 : 7) oder 3. alle drei sind gemeinsam gekoppelt, betragen sich als ein Merkmal (3 : 1). Die Resultate sprechen deshalb nicht gegen die Hypothese Baurs (Einführung S. 179), daß „wirklich die Bastardspaltung auf der Verteilung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen bei der Reduktionsteilung beruhe", weisen aber hin auf eine Lösung und Durcheinandermengung der Chromosomen während des Synapsis-Stadiums. (Wäre es nicht besser von Faktoren-Austausch zu sprechen? Ref.).

Im weiteren zeigt Verf., daß die Farbe der Fruchtpapillen nicht im Zusammenhang steht mit den Blattrandfaktoren, und wahrscheinlich auch ein polygenes Merkmal ist. Er verspricht weitere Mitteilungen über andere Cannabastardierungen, u. a. eine Kreuzung zwischen Canna indica und C. glauca, welche in wenigstens zehn Merkmalen voneinander abweichen.

M. J. Sirks (Haarlem).

H. H. Newman. Five Generations of congenital Stationary Nightblindness in an American family. Journal of Genetics III 1913. p. 25—38.

The auther gives a pedigree including over 70 individuals of a family with night-blindness. A fairly full account is given of all the individuals of whom anything is known. The affection is strictly sexlimited in transmission; it is confined entirely to males, and is never transmitted directly from father to son, but always only by the daughters or sisters of those affected. As in many other pedigrees of human sex-limited affections, there is a conspicuous excess of males among the offspring of transmitting females (22 ♂ : 14 ♀), and a still greater excess of affected over unaffected males (17 affected : 5 normal). The night-blind individuals almost always show strabismus, and the defect known as pterygium is frequent in the pedigree.

L. Doncaster.

Florence Danielson und **Charles Davenport. The Hill Folk. report on a rural community of hereditary defectives.** Eugenics Record Office. — Memoir No. I. Cold Spring Harbor, Long Island, N.Y. August 1912.

Das Eugenics Record Office entsandte 1910 als „Field worker", d. h. zur persönlichen Nachforschung an Ort und Stelle Frl. Florence Danielson nach einer kleinen Stadt in Massachusetts, um dort zwei Familien, in denen auffallend viel Schwachsinnige und Verbrecher vorkamen, genau zu durchforschen. Es handelt sich um ein Landstädtchen mit 2000 Einwohnern, meistens fleißige und tüchtige Farmer. Um 1800 wanderten hier zwei Mützen-

macher, wahrscheinlich französischer Abkunft, ein: „Neil Rasp“ und ein englischer Bauer „Nuke“ (die Namen sind Pseudonyme). Auf 3 Tafeln sind die Nachkommen dieser 3 Stammväter dargestellt und im beifolgenden Text geschildert. Sie sind oftmals durch Ehen untereinander gekreuzt und bewohnen eine ihretwegen übel berüchtigte Gegend „the Hill“.

Die Deszendenztafeln sind, abweichend vom sonstigen Brauch, in Form konzentrischer Kreise gezeichnet, so daß im Zentrum die Stammeltern, im engsten Kreise die Kinder, im zweiten (weiteren) die Enkel, im dritten die Urenkel, im vierten die Altenkel stehen. Neben jedes Familienglied ist der eventuelle Ehegatte gezeichnet und mit ihm durch ein kurzes Ehestrichlein verbunden; von der Mitte desselben gehen Striche zu allen der Ehe entsprungenen Kindern. Diese Darstellungsart ist nicht neu, sie ist mehrfach schon auch in Europa vorgeschlagen worden; sie ist praktisch, weil sie Papier spart und auf engem Raum sehr viel Individuen unterbringt; sie ist aber unbrauchbar, weil sie durchaus unübersichtlich ist und meistens bei den Kindern die Geburtenreihenfolge nicht erkennen läßt. Über alle diese Individuen ist bezüglich ihrer Intelligenz, ihrer Moralität, Kriminalität und Alkoholismus Material gesammelt und verzeichnet.

So wertvoll dieses und die daran gezogenen Schlußfolgerungen in soziologischer Hinsicht sein mögen, so wenig kommt doch für Vererbungsforschung heraus. Verfasser selbst beklagen die Schwierigkeit, durch Befragung Angehöriger und dergl. die Individualität eines Menschen richtig zu erfassen. Selbst bei persönlicher Kenntnis und Untersuchung bleibt dem subjektiven Ermessen ein allzuweiter Spielraum, besonders bezüglich der Abgrenzung der „low-grade feeblemindedness“ vom Normalen. Referent bedauert außerordentlich, daß Frl. Danielson ihre psychologischen Kriterien nirgends mitgeteilt hat, so daß wir ihr die Einrubrizierung dieser vielen Menschen einfach „glauben“ müssen. Noch viel bedauerlicher aber ist die Methodik bei Anwendung und Prüfung Mendelscher Gesetze. Die Verfasser stellen nebeneinander die nach Mendel zu erwartenden Produkte aus bestimmten Paarungen mit den beobachteten, wobei sie nacheinander gewisse Voraussetzungen machen, z. B. ersten Fall: Schwachsinn jeder Art sei rezessiv gegenüber normaler Geistesart. Dann hat der homozygote Normale die Formel NN, der heterozygote Normale Nn, der Anormale, der immer homozyg ist, nn; denkbar sind 6 Paarungen. Die Mendelschen Zahlen für die anormalen Kinder sind bei: NN × NN = 0, NN × Nn = 0, NN × nn = 0, Nn × Nn = 25%, Nn × nn = 50%, nn × nn = 100%. In diesen Paarungen sind die beobachteten Zahlen: 0; 0; 37,5%; 33,2%; 53,6%; 77,3%. Die Verfasser geben uns nur diese Prozentzahlen und verraten uns nicht, welche oder wieviele Ehen ihres Materiales auf die Kategorien entfallen. Daher ist eine Nachprüfung der Voraussetzungen unmöglich. Es ist aber stark zu bezweifeln, wie man einem in die Familie hinein heiratenden Mann, selbst, wenn man ihn untersuchen und als normal befinden konnte, ansehen wollte, ob er NN oder Nn sei. Dazu hätte es nicht bloß der Untersuchung seiner Eltern, sondern seiner ganzen Sippschaft bedurft. Daher ist es als methodologischer Fehler zu bezeichnen, Paare aus einer solchen Deszendenztafel zu theoretischen Schlüssen zu verwerten, da man bei solchen Paaren meistens nur den einen Partner nach seiner Erbmasse genau kennt, den anderen aber nicht! Ganz abgesehen davon, daß Prozentzahlangaben ohne die Angabe der absoluten Werte, aus denen sie berechnet sind, in der Luft schweben und nicht vergleichbar sind.

Da die Unmöglichkeit der obigen Voraussetzung nicht bloß aus der Diskrepanz der beobachteten und erwarteten Zahlen hervorgeht, sondern auch schon daraus, daß geistig Normale aus der Ehe zweier Anormalen

hervorgehen (also nn = nn = NN oder = Nn, was undenkbar wäre!), so nehmen die Verfasser als zweite Hypothese an, Schwachsinn sei entweder bedingt durch fehlenden Fleiß und Ausdauer („Industry") oder durch fehlende Urteilskraft („Judgment"): ersteres mit der Erbformel ii, letzteres mit jj. Wenn diese beiden Faktoren unabhängig von einander mendeln, so könne ein anormaler Mann mit der Formel „II jj" mit einer anormalen Frau „ii JJ" Kinder zeugen, die gemäß der Formel „Ii Jj" alle als normal erscheinen. Eine solche Frau, gepaart mit einem Manne „jj Ii" also nulliplex in bezug auf Urteilskraft, simplex in bezug auf ausdauernden Fleiß, gibt 50% Kinder „Jj Ii" und 50% „Jj ii", also alle Kinder haben normale Urteilskraft, aber nur die Hälfte normale Ausdauer, die andere Hälfte ist schwachsinnig wegen fehlender Konzentrationskraft.

Diese Hypothese wird nur aufgestellt, aber nicht am Material geprüft. Die entscheidende Leistung des Erblichkeitsforschers, die Aufstellung von Erbformeln, die mit den gesamten Beobachtungen übereinstimmen, ist also nur eben begonnen, aber nicht geleistet. Wir wissen aber so viel, daß sicherlich Schwachsinn keine Erbeinheit ist, sondern ein Komplex von quantitativ und qualitativ verschiedenen Erbfaktoren der geistigen Normalität entspricht.

Von anderen, viel erheblicheren Resultaten dieser Arbeit sei an dieser Stelle nur kurz erwähnt, daß die Amphimixis für die Abschwächung der Psychopathie keine Rolle spielt, da zwar Exogamie stattfindet, aber auf Grund sozialer Gesetzmäßigkeit die Anormalen sich gern mit Anormalen paaren, resp. mit andern Worten: unter der gesunden Bevölkerung nicht so leicht Ehepartner finden.

In den letzten 40 Jahren sind die Kosten, die Staat und Gesellschaft für diese Familien aufbringen mußten, um 400% gewachsen, also viel rascher als die Personenzahl der Leute. Es ist dreimal so teuer, die Nachkommen eines schwachsinnigen Paares in Anstalten resp. Gefängnissen zu versorgen, als das Paar selbst isoliert zeitlebens zu asylisieren.

Die Hälfte der jetzt die Schule besuchenden Kinder aus dieser Deszendenz zeigt deutliche Merkmale von Schwachsinn.

Was die viel diskutierte „Milieuwirkung" anlangt, so hat nur die Hälfte der in Erziehungsanstalten aufgenommenen Kinder Aussicht, zu brauchbaren Bürgern heranzuwachsen, die andere Hälfte haben auf die veränderte und verbesserte Umgebung nicht „reagiert".

Diese kurzen Andeutungen zeigen, wieviel der Soziologe und Politiker aus dieser Arbeit lernen kann. Crzellitzer (Berlin).

Arthur H. Estabrook und **Charles B. Davenport. The Nam Family a study in cacogenics.** — Eugenics Record Office. Memoir No. 2. — Cold Spring Harbor, Long Island N. Y. — August 1912.

Die Arbeit ist eine nach gleichem Plane wie die oben referierte „Hill Folk" angestellte Untersuchung. Estabrook lebte einige Monate in einem kleinen Flecken im Staate New York, um persönlich die Leute zu untersuchen, Davenport leitete dann die theoretische Verarbeitung des Materials. Rockefeller trug die Kosten der Veröffentlichung. Es handelt sich um die Nachkommenschaft eines 1760 in Massachusetts lebenden Bastards zwischen einem holländischen Vagabunden und einer Indianerin. Mehrere Söhne wanderten in den Staat New York und ließen sich in einem abgelegenen Gebirgstal nieder, wo sie auch heute noch in Hütten und Höhlen leben, deren Mitte „Nam Hollow" also „Nam Höhle" heißt. Außer diesen

„Nams“ wurden noch drei andere Familien untersucht, die sich sehr oft mit den Nam kreuzten; diese Deszendenzen wurden bezeichnet mit den Pseudonym der „Nap“-, der „Nar“- und der „Nat“-Familie. Sie gehören gleichem sozialen Milieu an und wohnen in nächster Umgebung. Untersucht wurden von den Nam's 852 direkte Abkömmlinge und 943 Einheiratende und zwar vorzugsweise auf Eigenschaften des Charakters und der Intelligenz, nicht aber auf somatische, präzis zu fassende. Nur ganz nebenbei (ohne exakte Diagnose) wird hier und da „Taubheit“, Blindheit, Epilepsie erwähnt. Sonst sind es stets Angaben über Geistesgaben und Moralität, wobei besonders Alkoholismus, Sinnlichkeit, Schwachsinn auf der einen, Nüchternheit, Keuschheit, Fleiß auf der andern Seite die Hauptrolle spielen.

Daß derartige Untersuchungen zwar für den Politiker, besonders den Sozialpolitiker wichtige Aufschlüsse bringen, aber kein genügendes Material für die Anwendung Mendelscher Regeln, liegt auf der Hand. Nichtsdestoweniger wird der Versuch gemacht, aus der einfachen Presence-Absencetheorie Regeln abzuleiten; so wird Fleiß und Indolenz (Industry und Indolence) als ein Merkmalspaar gefaßt und festgestellt, daß 30 Ehen zwischen zwei Fleißigen (ohne Berücksichtigung der Großeltern!) unter 82 erzielten Kindern 73 Fleißige lieferten, also 90%. Hingegen lieferten Ehen zwischen zwei Indolenten unter 34 Kindern 26 Indolente, also 76,5%. Also stimmt es für beide Merkmale nicht zur einfachen Presencetheorie; die Verfasser helfen sich aber mit der Annahme, ihr Material sei nicht genügend scharf klassifiziert und halten trotzdem die „Indolenz“ für eine Erbeinheit, gebunden an das Vorhandensein eines Hemmungsfaktors, der die angespannte Konzentration hemmt. Dem Fleißigen fehlt dieser Faktor und zwar gibt es dreierlei Menschen: homozygote Träge, die 2 Dosen dieses Faktors besitzen (Duplexträge), heterozygote Träge mit einer Dosis Indolenz (Simplexträge) und Fleißige ohne jede Dosis des Faktors (Nulliplexträge). Referent hält diese Hypothese für ganz ungenügend bewiesen und hat sie nur ausführlich erwähnt, weil der Name Davenport in der Vererbungsforschung so guten Klang hat, daß auch seine Fehlschlüsse Beachtung verdienen.

Bei der Bearbeitung der Alkoholikerfamilien ist das Motiv der Nachahmung, das viele Kinder demselben Laster verfallen läßt, gar nicht berücksichtigt oder auch nur erwähnt.

Bezüglich der „Sinnlichkeit“ resp. „Keuschheit“ fehlt jede wissenschaftliche Grundlage der Klassifizierung. Wenn, wie dies in einem Falle geschieht, bei einem Manne der Besitz eines unehelichen Kindes als Kriterium für erstere Eigenschaft genannt ist, so ist zu bedenken, daß bei vielen anderen doch vielleicht dieselbe Sinnlichkeit bestand und nur zufällig keinem unehelichen Kinde zum Leben verhalf, oder daß dessen Existenz seinem Vater nicht bekannt wurde oder absichtlich verschwiegen wurde, schließlich aber, das ist ein Haupteinwand, daß Sittlichkeit ein relativer Begriff ist („ländlich, sittlich!“). Die 4 Stufen der Sinnlichkeit Sx_1 bis Sx_4, die Davenport als abnorm erscheinen, sind Funktionen der zufälligen äußeren Lebenslage, der Bildungsstufe und sicherlich für viele der geschilderten Individuen als normal anzusehen.

Blutsverwandtschaft spielt eine große Rolle, doch scheint es dem Referenten müßig, für jede Generation Prozentzahlen auszurechnen und hieraus Gesetze ableiten zu wollen, wenn die absoluten Zahlen so klein sind wie 1 unter 8 oder 10 unter 18 und dergl. Die Verfasser wollen bei den Kindern aus solchen konsanguinen Ehen eine besondere Uniformität des Charakters beobachtet haben; aber auch hier wieder „with exceptions“ nämlich, wie ich nachgerechnet habe, bei 5 Ehen zwischen Konsanguinen

schwachsinnigen Säufern im ganzen 22 überlebende Kinder; von diesen mindestens 5, die nicht nach den Eltern schlagen und nur der Rest von 17 „uniforme", also eine viel zu kleine Zahl, um so schwerwiegende Verallgemeinerung zu gestatten.

Syphilis spielt für diese Familien kaum eine Rolle, da sie erst jüngst eingeschleppt wird. In den letzten 75 Jahren hat der Staat für diese Nam-Leute ca. $6^1/_2$ Millionen Mark ausgegeben, daher Schlußfolgerung, es sei praktischer und rentabler, alle Jugendlichen ihren Eltern zu nehmen, in Waisenhäusern zu erziehen und, falls sie hier dieselbe Geistesart, wie die meisten ihres Blutes aufweisen, lebenslänglich zu asylisieren, um ihre weitere Fortpflanzung zu verhüten. Crzellitzer (Berlin).

H. Lundborg: Medizinisch-biologische Familienforschungen innerhalb eines 2232-köpfigen Bauerngeschlechtes in Schweden (Provinz Blekinge). Jena 1913. Verlag von Gustav Fischer.

Das groß angelegte Werk, das mit Subvention des schwedischen Staates, der schwedischen Gesellschaft für Rassenhygiene und der Universität Uppsala gedruckt wurde, enthält eine große Reihe von Deszendenztafeln und Photogrammen, die in einem Atlas vereinigt sind, sowie einen starken Band Text von 740 Seiten, beide Bände in größtem Format. Dieser äußere Rahmen gestattete den Aufbau auf breitester Grundlage: als Einleitung wird die Geographie und Geschichte Schwedens, die Anthropologie und Soziologie seiner Bewohner geschildert und mit den besonderen Verhältnissen der hier in Betracht kommenden Provinz Blekinge verglichen. Hieraus ist zu erwähnen, daß, abgesehen von dem mit Lappen durchsetzten Nordschweden nirgends im Lande der reine „germanische" Typus, also hohe Gestalt, blondes Haar, helle Augen und Dolichokephalie so selten ist, wie gerade in Blekinge. Anthropologisch stark mit fremden Rassenelementen vermischt, gehören soziologisch (insbesondere bezüglich Kindersterblichkeit, Kriminalität, Epilepsie und andere Gebrechen) diese Blekinger zur schlechtesten Bevölkerung. In allen diesen Dingen nimmt das untersuchte Bauerngeschlecht eine besonders ungünstige Stellung ein. Dabei sind diese Bauern aber durchaus nicht arm, sondern ursprünglich einflußreich und wohlhabend (der Stammvater lebte als Großbauer und Reichstagsabgeordneter 1721—1804) neuerdings allerdings zum größten Teil verarmt.

Verwandtenehen sind häufig und waren es früher noch mehr. Tuberkulose und Syphilis spielen keine Rolle, wohl aber der Alkoholismus.

Sehr häufig sind Nerven- und Geisteskrankheiten: Konvulsionen bei Kindern, echte Epilepsie, Myoklonus und Paralysis agitans einerseits, Idiotie, Schwachsinn und Dementia praecox anderseits, charakterisieren den Typus dieses degenerierten Geschlechtes als einen „epileptisch-dementen", wie denn auch echte Hysterie, manisch-depressive Irre, exzentrische Begabungen tatsächlich fehlen, entsprechend unseren sonstigen Erfahrungen über die Gegensätzlichkeit zwischen manischen und dementen Anomalien.

Im Ganzen hatten 9,5% „psychische Minderwertigkeit" und 1,8% „schwerere Nervenleiden", mithin zusammen 11,3%, d. h. mehr als jeder zehnte Mensch dieses Geschlechtes war psychisch oder nervös minderwertig. Über 12% sind Alkoholiker.

Besonders wichtig und interessant ist die Analyse des Erbganges der Myoklonie: die 17 Fälle, die unter dieser Deszendenz beobachtet wurden, stammten aus neun Ehen, von denen acht nachweislich konsanguin waren und die neunte kann es möglicherweise auch gewesen sein (die

Mutter stammt von einer unehelichen Tochter des Geschlechts, die Herkunft ihres Gatten konnte nicht eruiert werden!); dabei kommt Myoklonie sonst in ganz Schweden nirgends vor und die Eltern dieser 17 Kranken waren ausnahmslos selbst frei davon. Schon diese Umstände machen es sehr wahrscheinlich, daß Myoklonie als rezessives und monohybrides Mendel'sches Merkmal vererbt wird. Die Prüfung des Verhältnisses der Befallenen zu den gesamten Kindern derselben Eltern, macht die Wahrscheinlichkeit zur Sicherheit. Da die Eltern der Kranken selbst frei sind, müssen sie stets beide Heterozygoten sein und die Mendel'sche Proportion für ihre Kinder wäre: $\frac{\text{Kranke}}{\text{Alle}} = \frac{1}{4}$.

Schon die rohen Zahlen, d. h. Verhältnis der kranken Kinder zu den gesamten über zehn Jahre alten Kindern nähert sich dieser Proportion. Berechnet man aber nach Weinbergs Methode das Verhältnis $\frac{\text{Kranke}}{\text{Alle}}$ unter den Geschwistern der Befallenen, um so den Fehler der Auslese zu eliminieren, indem sonst diejenigen Heterozygotenehen, die nur Gesunde liefern, gar nicht erfaßt werden, so ergeben die Lundborg'schen Fälle zusammen mit allen übrigen in der Literatur beschriebenen die Proportion: $\frac{58}{231} = 25{,}1\,\%$, also eine sehr große Annäherung an $^1/_4$.

Zu obiger Annahme stimmt gut, daß zwei von den Kranken, die sich fortpflanzten und zwar beide in Ehen mit homozygoten Gesunden, lauter gesunde Kinder aufwiesen.

Nicht ganz so klar und regelrecht liegen die Dinge für Paralysis agitans, wovon Verfasser in dem Geschlecht 7 sichere und 2 wahrscheinliche Fälle fand; von den neun Elternpaaren waren acht blutsverwandt, was für Rezessivität — zweimal kam direkte Heredität (Mutter auf Sohn und Mutter auf Tochter) vor, was gegen jene spricht.

Für Dementia präcox errechnet Verfasser folgende Proportionen: in 11 Familien, wo völlig Gesund gepaart mit Geisteskrank, von 44 über 15 Jahre alten Kindern keines geisteskrank, also bei der Annahme der Demenz als rezessiver Anlage gut passend für den Typus: DD RR = DR. In einer zweiten Gruppe vom Typus: DR × DR ergaben 11 Familien (nach Weinberg korrigiert wie oben) die Proportion „geisteskranke Kinder zu gesamten Kindern" 21,8% (anstatt der theoretischen 25%!). Vom Typus: „DR × RR" führt Verfasser fünf Familien an, wo die Mütter geisteskrank, die Väter gesund, aber wahrscheinlich heterozygot waren, da ihre Verwandten krank waren. Die Produkte dieser Ehen gaben die korrigierte Proportion 45,3% (anstatt der theoretischen 50%).

Berücksichtigt man die Fehlerquellen: erstens viel zu kleines Material, zweitens die Möglichkeit, daß ein über 15 Jahre alter jetzt Gesunder später doch noch erkrankt, so sind die Proportionen den Mendelschen nahe genug, um die Rezessivität für Dementia praecox mindestens als heuristische Hypothese gelten zu lassen.

Sicherlich aber ist es falsch, wie dies besonders englische und amerikanische Forscher getan haben, die verschiedenen Formen der Geisteskrankheit in einen Topf zu werfen und dann Spekulationen über den Erbgang dieser „Psychopathie im allgemeinen" anzustellen.

Methodologisch wichtig ist der Versuch, aus dem Gesamtgeschlecht Gruppen von Familien auszusondern, wie z. B. 1. Eltern nicht belastet, nicht blutsverwandt, nicht Alkoholiker; 2. Eltern tuberkulös, sonst nicht belastet; 3. Eltern Alkoholisten, sonst nicht belastet; 4. Eltern blutsverwandt. Diese

Gruppen wurden verglichen bezüglich Kindersterblichkeit, Zahl der gesund. die Pubertät überlebenden, Zahl der Kriminellen, der Epileptiker, der Minderwertigen und schließlich der Hochgradig-Minderwertigen. Mit Ausnahme der Kinderzahl, die in Gruppe 4. am größten ist, steht sonst nach allen Richtungen die erste Gruppe am günstigsten da. Referent hat schon im Jahre 1910 für Untersuchungen über Kurzsichtigkeitsvererbung ähnliche Gruppen gebildet und insbesondere auf die Notwendigkeit hingewiesen, blutsverwandte Ehen mit hereditärer Belastung scharf zu scheiden von blutsverwandten Ehen ohne solche. Auch Lundborg fand bei solcher Scheidung, daß die erstere Untergruppe, also blutsverwandte Ehen mit erblicher Belastung die allerungünstigste Chance für die Kinder geben: steigt doch hier die Zahl der minderwertigen Kinder auf 40% an!

Zum Schlusse gibt Lundborg ausführliche Grundzüge bezüglich der Organisation von zentralen Forschungsinstituten. Crzellitzer (Berlin).

E. Oberholzer: „Erbgang und Regeneration in einer Epileptikerfamilie." Zeitschr. für die gesamte Neurologie u. Psychiatrie; Bd. XVI, Heft 1—2, 1913.

Es wird die Nachkommenschaft eines typischen Epileptikers, der eine kerngesunde Frau heiratete, in drei Generationen geschildert; die Hineinheiratenden werden auch untersucht. Das Wesentliche dieser Arbeit ist, daß Verfasser sich nicht begnügt mit der einfachen Feststellung, unter den zehn Kindern befanden sich 5 gesunde, 5 epileptische, unter den 26 Enkeln 8 epileptische, unter den 19 Urenkeln so und so viele — — sondern daß er sich bemüht, die hier auftretenden mannigfachen Formen (von schwerer Epilepsie bis zu epileptoiden Ohnmachten und Kinderkrämpfen) scharf auseinander zu halten und vor allem die Ausheilung genau zu studieren. Diese Differenzierung zwischen den Fällen, bei denen schwere Krämpfe bis an das Lebensende bestanden, und solchen, bei denen sie vorher aufhörten, führte zu dem wichtigen Resultat, daß schwere „lebenslängliche" Erkrankung nur beim Stammvater und in der Kindergeneration vorkommt; schwere, aber später ausgeheilte Epilepsie sowie periodische Ohnmachten (psychische Äquivalente) in der Kinder- und Enkelgeneration, nicht aber bei den Urenkeln. Bei diesen kommen überhaupt nur noch Kinderkrämpfe zur Beobachtung, also eine außerordentlich gemilderte Form des Familienübels! Das erscheint dem Verfasser um so merkwürdiger, als in einer — besonders genau untersuchten — Linie Vater, Großvater und Urgroßvater schwere echte Epileptiker waren, die allerdings alle drei gesunde Frauen heirateten. Die Abschwächung (Oberholzer nennt es „Regeneration"!) stellt sich nun so dar, daß Urgroßvater und Großvater bis zum Lebensende regelmäßige schwere Anfälle zeigten, der Vater nur in der Kindheit bis ungefähr zur Pubertät, seine Kinder aber überhaupt keine echten Anfälle mit Verlust des Bewußtseins, sondern nur Stimmritzenkrämpfe, „zu denen sich meistens allgemeiner Tonus, selten vereinzelte Zuckungen der Extremitäten gesellten". Alle diese Kinder heilten aber im dritten bis fünften Lebensjahre völlig aus, so daß sie bei späterer Untersuchung als psychisch durchaus normal befunden werden, während ihr Vater auch nach der Heilung seiner Epilepsie (die übrigens ohne jede Behandlung spontan erfolgte) immerhin noch Nervenschwäche, motorische Unruhe und dergl. zeigt.

Ob die fehlende Kindersterblichkeit in der jüngsten Generation, verglichen mit der hohen, in den beiden vorhergehenden auch auf „Abschwächung der epileptischen Impotenz" zu beziehen ist oder auf Milieuwirkung (bessere Pflege!), muß offen bleiben.

Eine Erklärung der „Regeneration“ wird nicht gegeben, nur hingewiesen auf die kontinuierliche Beimischung gesunden Blutes.

Dieses Freiwerden bestimmter Linien hat nichts zu tun mit dem Freibleiben, das sich aus Mendelschen Regeln erklären ließe.

Crzellitzer (Berlin).

Consumption and Order of birth by **W. C. Rivers** (Schwindsucht und Geburtenfolge). The Lancet, 1911.

Verfasser berechnet aus Brehmerschen Krankengeschichten, daß die Erstgeborenen weit stärker unter den Schwindsüchtigen vertreten sind, als dies der Fall sein müßte, wenn die Geburtenfolge ohne jeden Einfluß wäre. Dasselbe ergeben die Riffelschen Tabellen, sowie die eigenen Untersuchungen des Verfassers an 263 Familien der Patienten des von ihm geleiteten Sanatoriums für Schwindsüchtige. Auch hier war die beobachtete Zahl gegenüber der aus dem allgemeinen Durchschnitt berechneten beträchtlich größer bei den erstgeborenen Kindern (78 gegen 55,8) und etwas größer bei den zweiten (61 gegen 55).

Das Geschlecht spielt bei diesem Phänomen keine Rolle. Ebensowenig die gleichsinnige erbliche Belastung von einem der Eltern her.

Rivers glaubt, daß die ersten Kinder eine angeborene größere Disposition für Tuberkulose hätten, ohne sich weiter die Ursachen dieser Inferiorität auszulassen. Crzellitzer (Berlin).

„Om de Først Fødte Børns ringere Kvalitet“ (Die Inferiorität der Erstgeborenen) af **Søren Hansen.** Kopenhagen 1913. (Mitteilungen des „Anthropologiske Komité“.)

Zunächst stellte Verfasser für 994 Insassen eines Kopenhagener Schwachsinnigenasyls fest, daß die Zahl der Erstgeborenen viel größer war als sie bei gleichmäßiger Verteilung (also ohne Einfluß der Geburtenfolge) von ihm berechnet worden war. Aus den Zahlen geht hervor, daß der dies bewirkende unbekannte Faktor nicht bloß auf die ersten, sondern auch noch, allerdings schwächer, auf die zweiten und dritten gewirkt haben muß. Das gleiche ergab die Untersuchung von 491 Insassen eines anderen solchen Asyls und die von Weeks für Epileptiker 1912 mitgeteilten Zahlen.

Sodann hat Verfasser aus der Tuberkuloseabteilung des Oeresundhospitals und dem Boserupsanatorium für 3522 Lungenkranke ähnliche Untersuchungen angestellt. Auch hier berechnete er aus der bekannten Anzahl der ersten, zweiten, dritten usf. Kinder und dem allgemeinen Verhältnis „Tuberkulöse zu Gesunden“, wieviele Tuberkulöse unter den ersten usf. Kindern sich finden müßten, und verglich hiermit die wirklich beobachteten Zahlen.

Auch hier waren die ersten, zweiten und dritten Kinder mehr befallen und zwar sowohl männliche wie weibliche.

Daß kein Fehler im Spiele war, der auf Auslese in Bezug auf Fruchtbarkeit beruhte, bewies die Übereinstimmung zwischen dem Verhältnis der ersten, zweiten und folgenden Kinder bei diesen Familien und der allgemeinen Kopenhagener Bevölkerung. Auch das Alter der Patienten konnte keinen Fehler zu ungunsten der Erstgeburt bedingen, denn das Durchschnittsalter der Erstgeborenen war nicht größer sondern ebenso groß wie das der Spätgeborenen. Über die Ursachen dieses Phänomens, das übrigens der Referent schon 1910 für hochgradige Myopie konstatierte, macht Hansen keinerlei Angaben. Crzellitzer (Berlin).

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35
Schöneberger Ufer 12a

In Vorbereitung befinden sich:

Wandtafeln für Vererbungslehre

von **Prof. Dr. E. Baur** u. **Prof. Dr. R. Goldschmidt.** 6 botanische und 6 zoologische Tafeln umfassend. Format: 120 : 150 cm.

Die Tafeln werden einzeln abgegeben und auch serienweise — eine botanische und eine zoologische Serie.

Zoologische Serie: 6 Tafeln 70 Mk. Einzelne Tafel 20 Mk.

Botanische Serie: 6 Tafeln 55 Mk. Einzelne Tafel 15 Mk.

Auch aufgezogen auf Leinwand mit Stäben sind die Tafeln zu haben; der Preis erhöht sich dann um 5 Mk. pro Tafel.

Ausführliche Prospekte kostenfrei

Einführung in die experimentelle Vererbungslehre

von **Professor Dr. phil. et med. Erwin Baur.** Mit 80 Textfiguren und 9 farb. Taf. Geh. 8 Mk. 50 Pfg., geb. in Ganzleinen 10 Mk.

Gruppenweise Artbildung

unter spezieller Berücksichtigung der Gattung Oenothera von **Dr. Hugo de Vries,** Professor der Botanik in Amsterdam. Mit 121 Textabbildungen und 22 farbigen Tafeln.

Geheftet 22 Mk., gebunden 24 Mk.

Arten und Varietäten

und ihre Entstehung durch Mutation. An der Universität von Kalifornien gehaltene Vorlesungen von **Dr. Hugo de Vries.** Ins Deutsche übertragen von Prof. Dr. H. Klebahn. Mit 53 Textabbildungen. Geheftet 16 Mk., gebunden 18 Mk.

Die Mutationen in der Erblichkeitslehre.

Vortrag, gehalten bei der Eröffnung der von William M. Rice gegründeten Universität zu Houston in Texas von **Dr. Hugo de Vries.** Professor der Botanik an der Universität in Amsterdam.

Geheftet 1 Mk. 60 Pfg.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Inhaltsverzeichnis von Bd. XII Heft 3/4

Abhandlungen Seite

Davis, B. M., Genetical Studies on *Oenothera*. V. . . . . 169—205
Kajanus, B., Zur Kritik des Mendelismus . . . . . 206—224
Castle, W. E., Size inheritance and the pure line theory . . . . 225—237

Sammelreferat

Schubert, R., Über die Fortschritte der phylogenetischen Forschung bei den Foraminiferen in den Jahren 1911—13 . . . . . 238—246

Referate

Danielson, Fl. und Davenport, Ch., The Hill Folk. report on a rural community of hereditary defectives (Crzellitzer) 249
Estabrook, A. H. und Davenport, Ch. B., The Nam Family a study in cacogenics (Crzellitzer) 251
Hansen, S., Om de Forst Fodte Borns ringere Kvalitet (Crzellitzer) 256
Honing, J. A., Kruisingsproeven met Canna indica (Sirks) 248
Lundborg, H., Medizinisch-biologische Familienforschungen innerhalb eines 2232-köpfigen Bauerngeschlechtes in Schweden (Provinz Blekinge) (Crzellitzer) 253
Newman, H. H., Five Generations of congenital Stationary Night-blindness in an American family (Doncaster) 249
Oberholzer, E., Erbgang und Regeneration in einer Epileptiker-familie (Crzellitzer) 255
Rivers, W. C., Consumption and Order of birth (Crzellitzer) . . . 256
Tanaka, K., On certain characteristics of the Silk-worm which are apparently non-Mendelian (Federley) 247
— — Maternal Inheritance and Mendelism (Federley) 247

Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen von **Professor Dr. C. Correns.** Mit 9 Textabbildungen. Geheftet 1 Mk. 50 Pfg.

Die neuen Vererbungsgesetze von **Professor Dr. C. Correns.** Mit 12 z. T. farbigen Abbildungen. Zugleich zweite, ganz umgearbeitete Auflage der „Vererbungsgesetze". Geheftet 2 Mk.

Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts von **Professor Dr. C. Correns**-Münster und **Professor Dr. R. Goldschmidt**-München. Zwei Vorträge. Mit 55 Textabb. Geh. 5 Mk. 75 Pfg.

BAND XII HEFT 5 (Schlußheft von Bd. XII) JULI 1914

ZEITSCHRIFT

FÜR

INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-

UND

VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), C. CORRENS (MÜNSTER), V. HAECKER (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), R. v. WETTSTEIN (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

BERLIN
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
W 35 SCHÖNEBERGER UFER 12a
1914

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre" erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 24 Druckbogen bilden. Der Preis des Bandes beträgt 20 Mark.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata sowie alle auf die **Redaktion** bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

Prof. Dr. E. Baur, Friedrichshagen bei Berlin,

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12a.

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 32 Mk., für Referate 48 Mk., für Literaturlisten 64 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Separata ohne besonderen Titel auf dem Umschlag gratis geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen" gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Gratis-Separata zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 15 Pfg. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 4 Mk. 50 Pfg. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Separata gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur" können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 3 Mk. pro Band im Buchhandel bezogen werden.

Variation and Selection; a Reply.

By **W. E. Castle,** Forest Hills (Massachusetts),
Harvard University, Bussey Institution.

(Eingegangen am 1. April 1914.)

In a paper entitled "Studies on variation and selection" recently published in this journal, Dr. and Mrs. HAGEDOORN criticise severely a series of experiments with hooded rats, which I have for some years been conducting with a view to testing the effectiveness of selection. That investigation of this question is worth while will, I think, be questioned by no one, in view of its vital connection with theories of heredity as well as with economic practise: but a difference of opinion may exist as to what methods are best suited to solve the question. Concerning this I wish in passing to say a few words.

The criticism of my methods and results is based wholly on a paper of very general character in which a detailed description of either methods or results was impossible. I have since published jointly with Dr. PHILLIPS a more complete account which, to those who may chance to read it, renders most of these criticisms superfluous, but for the benefit of those who may not read the fuller account referred to, I wish to correct certain wrong impressions which are likely to be received from reading only the account of my critics.

1. I am charged (page 163) with using in my selection experiments foundation stock which was not known to be genetically pure for the character to be studied.

This criticism begs the question at issue. The question under investigation was:—Do pure races exist or can they be produced. Given a pure race to start with, what need would there be of investigating its purity? I began with those rats about whose ancestry I knew most, and endeavored, as my critics did in their own abortive experiments, to obtain races as pure as possible by mating like with like. But I have not yet succeeded (nor did the HAGEDOORN's) in obtaining pure races.

that is those free from variation in the hooded coat-pattern, notwithstanding the fact that selection has been made uniformly in one direction for 15 generations.

2. My critics maintain that I should have inbred my stock. Since the entire stock is descended from a very few individuals (less than a dozen) and we have at no time hesitated to mate together brother and sister, provided they varied in the same direction, but have always used the most extreme individuals (plus or minus) which were available, to mate with each other, it follows that very close inbreeding must have occurred throughout the experiment. What ground my critics had for assuming that inbreeding had not been practised is not clear.

3. The serious charge is made (page 164) and emphasized by italics that I "made no pedigrees of individual rats, but only tables of averages, thoroughly grinding up, as it were, and mixing his results before even looking at them". This statement is untrue. The parentage of each rat is recorded as its description is entered in the record book. Doubtless my critics meant to say no pedigrees had been published, which is a very different matter, but one which presents some difficulty when one is dealing with 20,000 individuals. My critics' use of language is here inexcusably careless.

4. I am further charged (page 170) and again in italics, with failure to "select rigorously". What I said concerning this matter in the paper on which the criticism is based was this, "In each generation the most extreme individuals were selected as parents". This statement apparently has no weight with my critics. I also mentioned the extreme minus variants at the outset of the experiment to have been of grade — 2 (without back-stripe) and am in consequence criticised for using animals of any other grade in the minus series. Had I followed this advice, my experiments would have ended as abruptly as those of my critics, "in a catastrophe", for there was an insufficiency of such animals at the outset, and such extreme variates rarely produced their like. In the first two generations of offspring from minus selected parents there were only 7 in 187 individuals as extreme as — 2 in grade and no two of these of opposite sex were available at the same time for mating with each other. In the next generation there were 16 in 195 young which were as extreme as this in grade, and for the first time a pair of these became available as parents. They produced 9 young, of which only two were as extreme in character as their parents. My critics seem to have adopted the idea that the minus variation must be due to "loss of genes" and so it is inconceivable to

them that a minus variant should produce anything but similar minus variants, if mated with its like. This particular case shows the groundlessness of their assumption. The nine young of the first pair of — 2 parents were actually distributed as follows:—

Grade	$-\frac{3}{4}$,	— 1,	$-1\frac{1}{4}$,	$-1\frac{3}{4}$,	— 2
Frequency	1,	2,	3,	1,	2.

(See CASTLE and PHILLIPS, Table 19.)

In this case is seen a marked regression in grade downward, toward 0. Parents of this same grade (— 2) chosen from the minus series at the present time (generation 15) produce more offspring of grades higher than of those lower than grade — 2, that is regression now occurs in the opposite direction, as compared with its original direction. Facts such as these show that the phenomenon of regression as originally described by GALTON is real, not apparent merely, as JOHANNSEN's work seems to show, and that the direction of regression with reference to a particular condition can be altered by repeated selection.

5. It is evident that for the array of grades just given an average may be computed which will express the direction and degree of the regression. This average is — 1·36 showing that the regression from the grade of the parents is back toward 0, and in amount 0·64. A comparison with the grade of the offspring of — 2 parents in subsequent generations is instructive. For the first eight generations in which pairs of — 2 parents occur, the average grades of their offspring were as follows. The precise distribution of the offspring in grade is recorded in Tables 19-26, CASTLE and PHILLIPS.

Mean grade of the offspring of parents of grade — 2.

Generation	Grade of Offspring	Number of Offspring
4	— 1·36	9
5	— 1·52	109
6	— 1·58	283
7	— 1·72	969
8	— 1·81	1170
9	— 1·90	811
10	— 1·96	478
11	— 2·08	51

It will be observed that upon repeated selection away from 0, the regression toward 0 grows less and less until in generation 11 it coincides with the direction of the selection.

This case illustrates what my critics object to most of all, the use of statistical methods in genetic analysis. This they regard as a "lamentable error" because it seeks first to get an unbiased view of the facts, before attempting to explain them. In their own words, (page 171), "For as the statistical method concerns itself exclusively with results and absolutely neglects the causes of variation, it must hopelessly tangle up these causes."

They object to my averaging the parental grades, when these do not exactly coincide with each other, urging the possible lack of homogeneity in the material averaged. Thus, parents of mean grade 0 might be respectively of grades -2 and $+2$, which on a hypothesis of genes should give a very different result from parents both of grade 0. This is a valid objection, which I have continuously held in view, and have met in the best practical way I could devise. When the two parents in a mating were not of identical grade, the difference between them has in no case been large, except in the series of crosses, which is tabulated by itself and is entirely distinct from the straight selection series. In a considerable number of matings the grade of the male parent has been slightly higher than that of the female because polygamy was allowed among our rats, one male being mated with two or three females simultaneously. This made possible a more rigorous selection of male than of female parents, a smaller number of males being required. In assembling the observations, it seemed proper that the grade of both parents should influence the classification of the offspring. Thus, when both parents are of grade 2, it is obvious that the offspring should be placed in the row, parents 2; again, when both parents are of grade $2^1/_4$, the offspring should be placed in the row, parents $2^1/_4$. In a case in which one parent is of grade 2 and the other of grade $2^1/_4$, we have split the difference between them and have placed the offspring in a row, parents $2^1/_8$. While this is described as the "mean grade of the parents", it is obvious that is does not constitute any such a vicious average as the average blackness of a mixture of all black and all white birds, the hypothetical case advanced by the HAGEDOORNS.

The parents, in our experiments, are in all cases as extreme, plus or minus, as are available in the respective series, and the parental differences averaged are small. They are such in amount as have been disregarded altogether by the HAGEDOORNS in dealing with their own observations recorded in their Figures 3 and 4.

If one objects to averaging the grades of the offspring, he may, if he chooses, deal with them unaveraged; they are presented in our tables in such form that each reader may do as he likes about it.

6. The HAGEDOORNS consider their method of recording the young by pictures superior to ours of recording them by grades. Having employed both methods extensively, I cannot concur in their view. The picture method is satisfactory, if one is dealing with a small number of observations or those of a preliminary character only, but becomes insupportably laborious when one deals with large numbers. With such definitely localized areas of white and black as the hooded rat presents, it is easy to devise a system of standard stages or grades to guide one in classifying the animals. Even if one pictures every rat (an impossible task, when numbers are large) the day of classifying the young is only postponed thereby. Sooner or later some classification must be made, if quantitative variation is to receive any consideration whatever, if only into the HAGEDOORNS' categories of "light" and "dark" hooded. Carefully prepared grades allow of more accurate description than such categories, and may subsequently be dealt with statistically, unless like the HAGEDOORNS one steadfastly refuses to use such tools of investigation and insists on making all his excavations with the bare hands, scorning pick and shovel.

7. A counter criticism.

In 1911, Dr. HAGEDOORN took occasion to criticise briefly (in the Mendel Festschrift) my selection experiments with rats, referring to experiments of his own as a basis for showing the unsoundness of mine. The passage in full is as follows:—

"The experiments of Castle on the amount of black in the coat of hooded rats have been interpreted by their author to show that selection on continuous variation within a strain can shift the mean of the variation-curve. I am repeating these experiments, and as I have only bred some few hundreds I am not yet prepared to state how many genetic factors can constitute the difference between a dark rat and a light one. But I find, that selection has effect only in so far as one chooses between individuals differing in genetic constitution, but is without effect when the choice is made between individuals with the same genetic factors, but differing through the effect of non-genetic ones".

I have awaited with some curiosity, but up to this time without comment, some further account of HAGEDOORNS "few hundreds" of rats and their "genetic" and "non-genetic" factors. Spurred on by my silence and my continued adherence to the idea that selection is effective in

modifying characters which Mendelize, Dr. and Mrs. HAGEDOORN now publish their complete data. They say (page 165):

"The records, however complete, were far from giving us a clear oversight over the results so far obtained. When, however, Prof. CASTLE published his paper in the American Breeders Magazine, and thus showed still to adhere to the belief, that he had, by selection, modified a gene (or in his own words a unit-character) we thought it worth while to put the pictures of our rats together, and arrange them in pedigrees, to show clearly what selection had accomplished in the few generations we had bred."

Now what do these pictured records "show clearly"? The reader may refer to Fig. 3 and see for himself. They show first, that the "some few hundreds" of Dr. HAGEDOORNS 1911 paper have dwindled down to 59 offspring (omitting four albinos) distributed in the "few generations" mentioned, as follows[1]):

Generation	Number of matings	Number of offspring	Remarks
P_1	1	11	Unselected
$F_1/_2$ (mother of unrecorded pedigree)	1	7	
F_1	4	26	First selection.
F_1 $_1/_2$	1	9	Selected son bred to mother.
P_2 $_1/_2$	1	6	Second selection.

Two full selections were made, the latter, however producing only a single litter of 6 young. This seems rather a slender basis for generalization on the effects of continued selection. So far as the records show anything, they support what I have stated on various occasions, that the darker individuals of a litter produce darker offspring and vice versa.

Regarding the P_1 generation the authors say "The variation in this family is discontinuous." But on referring to the pictures one may well inquire at what point the discontinuity comes in. Is it at 126, 53, 52, 51, or 48? There is no apparent break in the series of pictures as arranged in order of increasing blackness. Is there "non-genetic" blackness here which obscures the supposed discontinuity? If so, what

[1]) I leave out of consideration here the three matings shown in Fig. 4, which involve in every case the "Irish" pattern and accordingly have nothing to do with the straight selection series.

is the evidence of its existence? Nothing is said about this matter subsequent to the 1911 paper. In the present paper the authors are following another clew. They adopt a gene hypothesis to account for the quantitative variation exhibited by the eleven young and their descendants. A purely statistical treatment of the series, that to the authors reprehensible method, which "concerns itself exclusively with results and absolutely neglects the causes of variation", would reveal no discontinuity here. It would arrange the animals in a series of stages of increasing blackness and would classify each animal in terms of these definite quantitative stages. Such treatment would not preclude the subsequent application to the series of any biological hypothesis one chooses to test by it. But the HAGEDOORNS will have none of this. Their vaunted analytical method begins with a preconceived idea. In 1911 it was "non-genetic factors"; today, when dealing with the same series of observations, it is a gene, which they name B. This makes the hooded rat blacker. Hence the darkest hooded rats are supposed to be homozygous for this factor, the intermediate ones heterozygous, and the lightest ones to lack it entirely.

Fortunately for this theory, the "catastrophe" which brought the HAGEDOORNS rat colony to an end, made it impossible to test the theory by breeding from the supposed homozygous recessives, the lightest hooded individuals. To have obtained from them as parents young much darker than themselves would undoubtedly have given the theory a jolt. For the authors state that on the gene hypothesis "selection in the opposite direction will never succeed in bringing the lost genes back, and therefore it would be impossible in an inbred family to bring it [the minus selected race] back to its starting-point. Still, this would be as easy, if selection in reality changed the germinal bases underlying the character in question." My own extensive experience with reference to this particular point shows that return selection from a minus selected race is as easy as progress in the opposite direction. I therefore regret that the HAGEDOORNS were not able themselves to give this matter an experimental test.

We have in America a type of scientist who does things part way, but gives the impression of full accomplishment. One of these climbed part way up a mountain not previously ascended and subsequently exhibited as evidence of his feat a photograph showing a view of the plain below as seen from the mountain. It remained for a companion later to disclose the fact that the picture was taken part way up the mountain. The same man who climbed the mountain also sought the

pole later on, and went there part way. Again it remained for others to ascertain what part of the way he had gone. His own impression seems to have been that he had gone the whole way. Expert assistance was later required to determine whether his impressions had been well founded.

Some of us who have witnessed this and other similar occurrences, and have had the bitter experience of seeing our first formed hypotheses proved false, have become sceptical about part way work and part way theories. We entertain a suspicion that the genotype theory may be a view of heredity from altogether too low and restricted a point of outlook, and prefer to climb a little higher up the mountain of investigation before we place our camera for a final panoramic view of heredity.

Bibliography.

Castle, W. E., 1912: Some biological principles of animal breeding. The American Breeders Magazine, vol. 3, pp. 270—282.

— and John C. Phillips, 1914: Piebald rats and selection; an experimental test of the effectiveness of selection and of the theory of gametic purity in Mendelian crosses. Publication No. 195, Carnegie Inst. of Wash., 56 pp., 4 plates.

Hagedoorn, A. L., 1911: The interrelation of genetic and non-genetic factors in development. Verh. d. naturf. Verein Brünn, Bd. 49, pp. 1—18.

— and A. C., 1914: Studies on variation and selection. This Zeitschrift, Bd. 11, Heft 3, pp. 145—183.

Sex-limited inheritance in *Lychnis dioica* L.

By **George Harrison Shull,**
Station for Experimental Evolution, Cold Spring Harbor, Long Island.

(Eingegangen am 12. März 1914.)

The hereditary distribution of sex-limited characters has been by far the most fruitful source of experimental evidence concerning the inheritance of sex, though crosses between hermaphroditic and dioecious organisms have also given important data supporting the same conclusions. It was in fact a cross of the latter sort between *Bryonia alba* and *B. dioica* which led CORRENS (1907) to the clear formulation of the genetic relationship between the sexes which has now been generally adopted, the one sex being recognized as homozygous, the other heterozygous, with respect to a sex-determiner which is inherited as a Mendelian gene. The first statement of this hypothesis seems to have been made by GEOFFREY SMITH (1906) as a deduction from the effects of parasitic castration of the crab, Inachus, together with the discoveries of the cytologists that the sexes are in many cases characterized by chromosome differences which lead necessarily to the inference that, in these cases at least, the one sex is homogametic, the other heterogametic. SMITH laid no special stress upon this hypothesis as a generally applicable Mendelian interpretation of the sexes, and as his statement was not based upon genetic experiments, it has been generally overlooked by geneticists.

The greater value of sex-limited characters for the genetic study of the sexes, is due solely to the fact that such characters are relatively common, while the occurrence of hermaphrodites in sufficiently near relationship to dioecious species that crosses between them yield fertile offspring, is very rare. The fact that the F_1 hybrids between *Bryonia dioica* and *B. alba* are sterile, makes it impossible to go beyond the simple demonstration that when the cross is executed in the one direction a uniform progeny results, while a cross in the opposite direction

produces a dimorphic progeny. As it is the male of the dioecious species that produces in each case a dimorphic progeny, there can be no reasonable doubt of the correctness of CORRENS's inference that the male is, in *Bryonia dioica*, the heterozygous sex.

The discovery of hermaphrodite mutants in *Lychnis dioica* L. which is usually strictly dioecious, has enabled me to verify in this species the hypothesis that the sexes are related to each other as Mendelian homozygotes to heterozygotes. I have shown (SHULL 1910, 1911) that these hermaphrodite mutants result from a modification of the male sex-determiner or its homolog and that this modification can be reversed, so that the male type again appears with great rarity among the offspring of the hermaphrodites. In crosses of either males or "genetic" hermaphrodites upon females, the type of the non-female offspring is determined by the type of the pollen-parent, regardless of the ancestry of the latter: in other words, crosses between females and males produce females and males, while crosses between females and hermaphrodites produce females and hermaphrodites. From the fact that the male can become modified into a functional hermaphrodite, I inferred that the male of this species is heterozygous with respect to the sex-determiner. The crucial tests of this hypothesis were found in self-fertilizations of the hermaphrodites, and in crosses between hermaphrodites and males, for both of these combinations ought to yield mixed progenies if the males and hermaphrodites are heterozygous, and uniform progenies if both are homozygous. The actual results in every case were in accord with my hypothesis, in so far that in each a mixed progeny was produced, but the proportions in which the different sexual types appeared, presented some difficulties which could not be cleared up at that time, and which are still only partially understood. I have some further data bearing on these difficulties and am continuing the search for a complete solution. The new results will be presented in detail in another connection and it need only be stated here, that it has become certain that my earlier inference that the egg-cells of the hermaphrodites are unable to produce hermaphroditic offspring unless fertilized by a hermaphrodite-bearing sperm, was erroneous, though it appears that the hermaphrodite-bearing eggs are usually rare. Since such eggs are now known to be produced, even though usually in relatively small numbers, it should be possible, unless selective fertilization or non-viability contravene, to produce homozygous hermaphrodites and so to reconstruct, out of the dioecious race, a pure-breeding hermaphroditic race. Although this goal has not yet been attained, the irregularities in the genetic behavior of

the eggs in the hermaphrodites constitutes no basis for doubting the heterozygous nature of this bisexual form and of its homologous form, the male.

By the discovery of a unit-character in *Lychnis dioica*, whose relationship to the sex-characters is the same as that of many sex-limited characters which have been found in animals, it is now possible to completely confirm by a totally new line of evidence, the conclusion that the female in this species is a sex-homozygote, while both the males and the hermaphrodites are sex-heterozygotes, as will be obvious from the data presented below.

This first sex-limited character of the ordinary sort, to be demonstrated in any plant, is the normal width of the leaves. As in the case of any other unit-character, the existence of the gene *B*, which, in conjunction with the rest of the *Lychnis dioica* genotype, *XX*, produces the broad leaves characteristic of the ordinary strains of this species, could be discovered only when an individual had been found from which this determiner *B* had disappeared. This important individual was found by Baur in 1910 in a culture of *Melandrium album* Garcke (*Lychnis dioica* L. in part), the parents of which were derived from nature in the vicinity of Sadowa near Berlin, Germany. It is briefly mentioned by Baur (1911 p. 189) with a photographic illustration in his "Einführung in die experimentelle Vererbungslehre". This plant, which was a male, was crossed by Baur, with broad-leafed females, and the offspring were all broad-leafed, some males and some females. Without knowing that the narrow-leafed character of the mutant had any special significance for the sex-problems, Dr. Baur generously shared with me his hybridized seeds, so that the F_1 was grown simultaneously in 1911 in his garden and in mine, and likewise the F_2 in 1912. This circumstance gave me the pleasure of an independent discovery of the sex-limited nature of the broad-leaf gene, *B*. Baur (1912) has published a brief note on his experiences with this form, the further study of which he has, with characteristic generosity, resigned to me.

I. Description of *Lychnis dioica angustifolia*.

From the day on which a seed of this new form germinates it is distinguishable from the broad-leafed type by the longer, narrower cotyledons (fig. 1). The earlier leaves are linear and nearly grass-like, though the surface, color and texture are not markedly different from those of the typical races of *Lychnis dioica*. In the adult rosette the leaves of

the narrow-leafed and broad-leafed forms differ little in length, but the rosette-leaves of *angustifolia* are usually less than half the width of those of the ordinary "*typica*"-strains. The apexes in *angustifolia* are long-acuminate, and often more or less curled into delicate hooks or loose croziers, the normal form being only sharply acute, as seen in Plate I. The adult leaves of *angustifolia* are generally of slightly firmer texture than those of the "*typica*"-races, but a section of a leaf shows no very

Fig. 1. Seedlings of *Lychnis dioica* from a cross between a heterozygous female and a narrow-leafed male sib (Ped. No. 12202). Photo Mar. 22, 1913. Oldest plants are 29 days old. The seed-pan is 30 cm broad.

obvious difference in structure, except that the intercellular spaces among the cells of the mesophyll are smaller in *angustifolia*, while the cells themselves are not notably different in size, form or arrangement: consequently the difference in width of the leaves is mainly dependent on a difference in the number of cell-divisions which take place in the transverse direction, while the number of cells in the longitudinal direction is not much different from the number in the normal form.

In the normal or *"typica"*-forms of *Lychnis dioica*, the only obvious difference between the rosette-leaves and the stem-leaves, is the rapid disappearance of the petioles of the latter, but in *angustifolia* the very first stem-leaf is noticeably wider than the rosette-leaves, and this widening is more marked in the successive leaves, until they are of about the same width as the corresponding leaves in the broad-leafed forms, but these broad stem-leaves of *angustifolia* are still usually distinguishable from the corresponding leaves of the normal plants, because of their long-acuminate apexes (see Plate II).

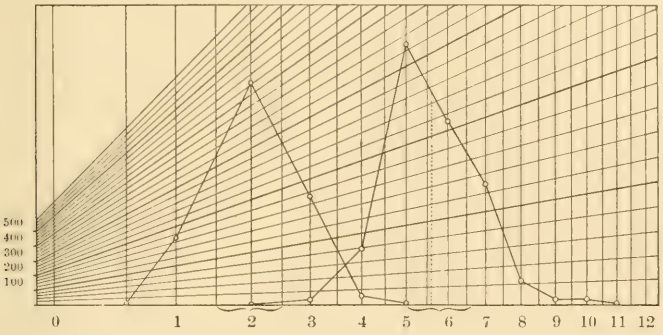


Fig. 2. Curves showing the variation in length of rudimentary ovaries in the males of typical *Lychnis dioica* (at left) and of *L. dioica angustifolia* belonging to the same families. The curves are so drawn as to represent the relative variability of the two groups of variates. Coefficients of variation: *"typica"*, 30·97 ± 0·57; *angustifolia*, 19·08 ± 0·34. The ranges of average lengths in the several families are indicated by the braces below the two curves.

The floral characters of *angustifolia* are variable, as in the *"typica"*-races, so that they can not be taken as definitely diagnostic, but they show certain characteristic tendencies which deserve mention. It will be remembered that the ordinary Lychnis petal has a median cleft of greater or less depth: this cleft is very often absent from the petals of *angustifolia*. The petals are as a rule smaller and narrower, and in place of the cleft there is frequently a greenish line of virescent tissue, which, in the most marked cases, extends beyond the white part of the petal, forming a spine-like apiculation. The extent to which these virescent lines are developed is characteristic of particular individuals, but whether the differences between different individuals in this regard may be made

the characteristics of distinct hereditary lines, is not yet known. Over 150 specimens with the virescent lines on the petals were noted in 27 families which together included 664 narrow-leafed individuals, i.e., more than 23 per cent of the narrow-leafed plants in these families were modified in this way. No attempt was made to be exhaustive in the records of this characteristic, and there is no doubt that a few other individuals in these families showed traces of the same abnormality, but the number recorded will give a fairly accurate idea of the prevalence

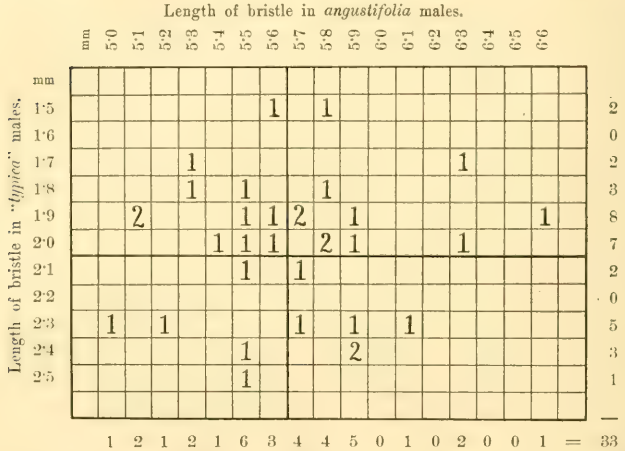


Fig. 3. Correlation-table showing the relations of the average lengths of the rudimentary ovaries in the males of *Lychnis dioica angustifolia*, to their average lengths in the males of typical *Lychnis dioica* belonging to the same families. Coefficient of correlation $-0{\cdot}024 \pm 0{\cdot}117$.

of this type of variation in the narrow-leafed plants. I have not yet noticed a similar abnormality in any of my many thousand broad-leafed plants.

With regard to the sex-organs there is little that can be said at present, as only males of *angustifolia* have been available for study. These show no very striking departures from the males of the broad-leafed plants, except in the length of the delicate bristle-like rudimentary ovary, which occurs almost without exception, in the center of every male flower of *Lychnis dioica*. The length of this "bristle" has

been recorded for all the males, both broad-leafed and narrow-leafed. In Figure 2 the length of bristles in all of the 788 narrow-leafed males that bloomed, and those in a like number of broad-leafed males, taken without selection, from the same families, are presented in the form of variation-curves for comparison, the curves being drawn in such manner as to correct for the changing basis of comparison, so that the difference in variability as well as in the actual and average lengths of the "bristle" appear to the eye with little distortion[1]). It is seen that the curves overlap slightly, because a few of the narrow-leafed plants have bristles shorter than the longest bristles which occur in the broad-leafed plants. When the lengths of the bristles in the narrow-leafed plants of each family are averaged and compared with the average lengths of those in the broad-leafed plants of the same family, the difference between the two groups is always striking. The ranges of these averages for the 33 families in which narrow-leafed males appeared, are indicated by the braces at the base of the two curves in Figure 2. Numerically these averages for the narrow-leafed plants are 5·0—6·6 mm and for the broad-leafed plants only 1·5—2·5 mm. It is clear, therefore, that the factor *B*, which increases the width of the leaf, also definitely decreases the length of the rudimentary ovary of the male. Perhaps this increase in the size of the rudimentary ovary in the *angustifolia* male represents a variation in the direction of hermaphroditism, but there was no other evidence to support such an inference. Of the two hermaphrodite mutants found in these families, one was included among about 800 narrow-leafed males, while the other occurred among a little more than 1,000 broad-leafed males.

[1]) The reader may be interested in the method of construction of this diagram. The theoretical values of maximum frequency, $Y_0 = \frac{n}{\sigma\sqrt{2\pi}}$, were calculated for both curves referred to the mean value of the right-hand curve. Vertical lines representing these two maximum frequencies were erected on the base-line at a convenient distance apart, and their summits connected by a line extended to the left until it intersected the base-line. Through the point of intersection radiating lines were drawn, dividing the vertical lines into equal segments. The remaining vertical lines were then erected, dividing the sectors thus formed into equal areas of such magnitude that the distance between the originally erected vertical lines included the number of classes required by the actual calculated difference between the means of the two curves. Had these two curves been drawn in the usual manner on ordinary coordinate paper, the left-hand curve would have been tall and narrow, apparently indicating relatively slight variability, but actual calculation shows the left-hand curve to have a coefficient of variability more than 50 per cent greater than the right-hand curve. I gratefully acknowledge the assistance of my brother, S. P. Shull, in solving the mathematical problems involved in the method of plotting here used.

There appears to be no correlation between the average length of "bristles" in the narrow-leafed group of any family and the broad-leafed group of the same family, as shown by Fig. 3, the coefficient of correlation being $-0{\cdot}024 \pm 0{\cdot}117$. This indicates that there was probably no other genetic factor affecting differentially the length of the rudimentary ovary in these families.

II. Genetic studies with *Lychnis dioica angustifolia*.

As already indicated, the original narrow-leafed plant appeared singly among more than 100 broad-leafed offspring of a controlled cross between two specimens of *Melandrium album* secured from nature at Sadowa near Berlin. This plant was a male, and the F_1 produced by crossing it with broad-leafed females, consisted entirely of broad-leafed males and broad-leafed females. Dr. BAUR did not make an exact determination of the sex-ratio in this family, but noted that there was a marked excess of males, as he had found generally in his cultures of *Melandrium album* (BAUR 1912). In my garden the F_1 (Ped. No. 10244)[1]) consisted of 72 males and 8 females. In the F_2 grown in 1912, BAUR found among 151 plants, 112 broad-leafed and 39 narrow-leafed, a ratio of $2{\cdot}87 : 1$, a sufficiently close agreement with the monohybrid ratio. His total cultures of the F_2 contained about 300 plants, a part of which were not exactly counted. Of these, 52 narrow-leafed individuals and 3 broad-leafed were set into the garden to complete their development. All of the former were males, and by a peculiar coincidence, since males were normally present in excessive proportion in this strain, all of the three broad-leafed plants were females. In my cultures of the F_2 grown at the same time, no selection had been made. Only 50 seeds were sown, and every seed germinated, producing 50 plants, 44 of which were broad-leafed and 6 narrow-leafed. One of the broad-leafed plants failed to bloom, and the rest consisted of 32 females and 11 males. All of the narrow-leafed plants were males. BAUR then made a second sowing from the same lot of seeds and secured 55 broad-leafed and 21 narrow-leafed plants. Owing to the lateness of the season when these were sown, none of the narrow-leafed plants bloomed, but 20 broad-

[1]) By an oversight in a recent paper (Ber. d. Deutsch. bot. Gesell. **31**: Generalversammlungs-Heft, pp. 40—80, 1914) I have represented this family as the offspring of BAUR's white-margined plant, M. 1. The mother of my 10244 was BAUR's M. 2, which was itself produced from a seed of the white-margined part of M. 1. The father of 10244, as there correctly indicated, was the narrow-leafed mutant M. 3.

leafed plants which bloomed consisted of 12 ♀ and 8 ♂, thus showing that in his cultures, as in mine, the F_2 progeny consisted of three phenotypes, broad-leafed females, broad-leafed males and narrow-leafed males, and in my cultures, in which there had been no selection, the ratios of these types, 32 : 11 : 6, gave as near approach to the expected ratios, 25 : 12 : 12, as the smallness of the numbers requires.

To one familiar with the characteristic ratios in sex-limited inheritance, this result in the F_2 is at once a sufficient demonstration that the females are sexually homozygous and the males heterozygous, as I had already decided to be the case from my investigations of the genetic relations of the hermaphrodites (SHULL 1910, 1911). The situation may be illustrated schematically by the conventional method, assuming that the female is a positive homozygote, *XXFF*[1]), and the male a heterozygote, *XXFf*, and that the determiner of the typical broad leaves, *B*, is coupled[2]) with the sex-gene, *F*. We have then the somatic formula of the normal female $XB\widehat{F}.XB\widehat{F}$ and that of the normal male either $XB\widehat{F}.XB\widehat{f}$ or $XB\widehat{F}.Xb\widehat{f}$. The mutation by which the narrow-leafed form was produced, consisted in the disappearance of the gene *B* from its association with the sex-gene *F*, (and from *f*, the homolog of *F*, in case the normal male has the first of the two mentioned formulae, $XB\widehat{F}.XB\widehat{f}$). As it is easier to comprehend a mutation which results in the loss of a single gene than the simultaneous loss of two genes, we will, for the sake of the present schematic representation, adopt the second formula for the normal male, $XB\widehat{F}.Xb\widehat{f}$. Then the narrow-leafed male which had lost the *B* from its $B\widehat{F}$ gene, will have the formula $Xb\widehat{F}.Xb\widehat{f}$ and will produce sperms of two kinds, $Xb\widehat{F}$ and $Xb\widehat{f}$, while the broad-leafed female produces only one sort of egg, $XB\widehat{F}$. The F_1 produced by the union of broad-leafed females and narrow-leafed males will consist, therefore, of heterozygous broad-leafed females, $XB\widehat{F}.Xb\widehat{F}$, and heterozygous broad-leafed males, $XB\widehat{F}.Xb\widehat{f}$.

---

[1]) The "*XX*" in my formulae represent the unanalyzed rest of the genotype. They can be omitted without in any way affecting the manipulation of the formulae, but it must not be forgotten that they are a part of every Mendelian formula, whether expressed or omitted in the written symbols.

[2]) It must be understood that this is a figurative expression, as all the known facts will be met quite as well by assuming that the gene *F* itself determines not only the sex, but also the broad leaves. On the latter assumption, the narrow-leafed condition must result from a modification of the gene *F*, as a result of which it no longer produces such great breadth of leaves as before, though continuing to have the same relation to the determination of sex.

The F_1 females being heterozygous for the broad leaf will produce two kinds of eggs, XBF and Xbf, and the F_1 males will produce two kinds of sperms, XBF and Xbf, thus permitting four combinations when crosses are made among the F_1 plants. The F_2 zygotes produced from these combinations will be as follows:

$XBF.XBF$ = homozygous broad-leafed females,
$XbF.XBF$ = heterozygous broad-leafed females,
$XBF.Xbf$ = heterozygous broad-leafed males,
$XbF.Xbf$ = homozygous narrow-leafed males.

These hypotheses regarding the genetic constitutions of the F_2 plants, formed a working basis for genetic experiments involving these plants. The following points are to be emphasized: namely, (a) that although there were only three phenotypes present in the F_2, there were four genotypes: (b) that half of the F_2 females must be heterozygous and half homozygous with respect to the gene B: and (c) that all the broad-leafed males must be heterozygous for the gene B. To test these inferences a genetic analysis was made of all the broad-leafed plants of my F_2 generation. For the sake of clarity the results of these analyses will be presented in four sections, based on the nature of the germ-cells which were brought together in each particular mating. The series of crosses which form the basis of these four sections were as follows: (1) Every female was fertilized by one of its narrow-leafed sibs. As the females were genotypically of two kinds the results fall into two groups, (a) and (b), according as the females were heterozygous or homozygous for the factor B; (2) All the broad-leafed males were crossed with one or more of their female sibs, and as some of the females chosen for the crosses were homozygous, others heterozygous, this series of crosses also falls into two groups, (c) and (d). A remarkable and wholly unexpected situation in regard to the sex-ratios will be noticed in these tables. They present an independent problem which must not be permitted to confuse the otherwise perfectly consistent results of all these matings.

(a) *Crosses between heterozygous females and their narrow-leafed sibs.*

On the supposition that the heterozygous females of the F_2 have the formula $XBF.XbF$, and the narrow-leafed males $XbF.Xbf$, there should be again two kinds of eggs, XBF and XbF and two kinds of sperms, XbF and Xbf, giving the four following combinations in equal numbers:

$X\widehat{BF}.X\widehat{bF}$ = heterozygous broad-leafed females,
$X\widehat{bF}.X\widehat{bF}$ = homozygous narrow-leafed females,
$X\widehat{BF}.X\widehat{bf}$ = heterozygous broad-leafed males,
$X\widehat{bF}.X\widehat{bf}$ = homozygous narrow-leafed males.

It will be noted that this expectation differs from that for the F_2 in only one point, namely, in the appearance of homozygous narrow-leafed females instead of homozygous broad-leafed females. I confidently predicted the fulfilment of these expectations and laid plans for the extensive use of narrow-leafed females in subsequent breeding: imagine my astonishment at the results presented in Table I.

Table I.

Genetic formula: $X\widehat{BF}.X\widehat{bF} \times X\widehat{bF}.X\widehat{bf}$.

Ped. No. 11335	Culture No.	Rosettes		Broad-leafed		Narrow-leafed		Percentage Broad-leafed
		Broad	Narrow	Female	Male	Female	Male	
(11) × (1)	12202	53	39	—	53	—	37	57·61
(12) × (1)	12203	55	32	—	55	—	32	63·22
(13) × (1)	12204	55	48	1	54	—	43	53·40
(14) × (1)	12214	52	44	—	51	—	39	54·17
(17) × (1)	12224	46	41	1	40	—	35	52·87
(20) × (4)	12235	36	25	—	34(+1♀)	—	19	59·02
(26) × (4)	12239	41	28	—	36	—	20	59·42
(28) × (4)	12240	48	39	—	46	—	35(+1♀)	55·17
(29) × (4)	12241	31	12	—	28	—	11	72·09
(30) × (4)	12242	31	29	—	29	—	27	51·67
(34) × (5)	12245	37	37	—	37	—	34	50·00
(39) × (1)	12250	48	41	—	47	—	35	53·93
(40) × (4)	12251	46	41	—	42	—	32	52·87
(42) × (3)	12252	50	46	—	50	—	45	52·08
(48) × (4)	12256	37	27	—	28	—	19	57·81
Total		666	529	2	630(+1♀)	—	463(+1♀)	55·73
Expected		**597**	**597**	**274**	**274**	**274**	**274**	**50·00**

It is seen that the two expected rosette-types, broad and narrow, occurred in each family, in ratios not more divergent from the expected 1 : 1, than might well be accounted for by the obviously less vigorous constitution of the *angustifolia*-form, but in the entire series of families, aggregating 1097 individuals, there were only 2 females! No adequate explanation can be offered at the present time for this remarkable result. It must be made the subject of further experimental inquiry. That there

must have been some fundamentally important genotypic feature of the narrow-leafed males used in these crosses is obvious from several considerations. The consistency of the results in every mating, regardless of the fact that four different males were used, shows that this absence of females must be due to something more fundamental than a mere individual idiosyncracy, and the same conclusion is further impressed by the results of crosses between these same narrow-leafed males and homozygous broad-leafed females, as given in Table II.

(b) *Crosses between homozygous broad-leafed females and the F_2 narrow-leafed males.*

As the homozygous broad-leafed female is here assumed to have the formula $XBF.XBF$ and the homozygous *angustifolia*-male $XbF.X\widehat{bf}$ there are only two classes of offspring expected; namely,

$X\widehat{BF}.X\widehat{bF}$ = heterozygous broad-leafed females,
$X\widehat{BF}.X\widehat{bf}$ = heterozygous broad-leafed males.

The results are given below in Table II. This table is divided into two sections: the first section contains 17 sib-crosses and the second presents the results of five "out-crosses" in which the same narrow-leafed males were used.

Table II.

Formula: $XBF.XBF \times Xb\widehat{F}.X\widehat{bf}$.

Ped. No. 11335	Culture No.	Rosettes Broad	Adult plants	
			Female	Male
(8) × (4)	12200	101	1	95
(9) × (1)	12201	97	—	96
(19) × (3)	12225	97	—	97
(21) × (1)	12236	92	—	86
(22) × (4)	12237	57	—	54
(24) × (3)	12238	65	—	65
(31) × (4)	12243	97	—	97
(32) × (3)	12244	64	—	64
(35) × (4)	12246	73	—	69
(36) × (4)	12247	93	—	70
37) × (1)	12248	99	—	97
(38) × (3)	12249	59	2	56
(43) × (3)	12253	96	—	96
(45) × (3)	12254	55	—	52
(47) × (4)	12255	68	—	68
(49) × (4)	12257	95	—	68
(50) × (4)	12259	76	—	68

Table II (continued).

Pedigree numbers	Culture No.	Rosettes Broad	Adult plants	
			Female	Male
1193 (74) × 11335 (1)	12264	97	—	92
1193 (74) × 11335 (3)	12265	95	1	88
11315 (42) × 11335 (1)	12266	93	8	58
11324 (7) × 11335 (4)	12267	102	—	89
11337 (16) × 11335 (1)	12268	28	—	19
	Total	1799	12	1644
	Expected	1799	828	828

In this table again is seen the nearly total absence of females, there being only 12 to offset 1644 males, and of these few females, 8 occurred in a single rather small family, leaving to the remaining 21 families only 4 females among 1590 individuals. We might almost conclude that the narrow-leafed F_2 males were negative homozygotes with respect to the sex-gene *F* as well as its usual companion, the broad-leaf-gene, *B*. That narrow-leafed males need not be so constituted as to produce only male offspring, however, we have already seen, for the original narrow-leafed mutant gave 10 per cent females in my cultures and 42 per cent females in those of Dr. BAUR.

Leaving aside this peculiar absence of females, we are now prepared to show from Tables I and II that the first deduction from the formulation proposed for the genotypic constitution of the broad-leafed and narrow-leafed types, has been realized: namely, it has been shown that the 32 broad-leafed females in the F_2 family (No. 11335) were genotypically of two kinds, though phenotypically all were alike. Table I shows that 15 were heterozygous, Table II that 17 were homozygous, almost exactly the equal numbers of these two types, which were to be expected.

(c) *Crosses between the broad-leafed F_2 males and their heterozygous female sibs.*

According to our hypothesis, all of the broad-leafed males in the F_2 family should have been heterozygous for the gene *B*, and therefore of the same genotype as the F_1 males. When crossed with their heterozygous sibs, if this hypothesis holds, they should give in the F_3 a repetition of the phenomena seen in F_2: i.e., there should appear again the three phenotypes, broad-leafed females, broad-leafed males and narrow-leafed males, in approximately the series 2 : 1 : 1. The essential attainment of this expected result is shown in Table III.

Table III.

Formula: $X\widehat{BF}.X\widehat{bF} \times X\widehat{BF}.X\widehat{bf}$.

Ped. No. 11335	Culture No.	Rosettes		Broad-leafed		Narrow-leafed		Percentage Broad
		Broad	Narrow	Females	Males	Females	Males	
(13) × (7)	12205	76	25	48	27	—	25	75·25
(13) × (10)	12206	78	20	50	24	—	18	79·59
(13) × (15)	12207	81	19	56	24	—	18	81·00
(13) × (16)	12208	78	24	56	20	—	22	76·47
(13) × (18)	12209	70	24	48	16	—	21	74·47
(13) × (23)	12210	76	19	47	26	1	16	80·00
(13) × (27)	12211	76	17	45	28	—	16	81·72
(13) × (33)	12212	68	23	47	21	—	23	74·73
(13) × (41)	12213	70	18	45	18	—	17	79·55
(14) × (7)	12215	64	19	42	19	—	19	77·11
(14) × (10)	12216	64	21	30	24	—	17	75·29
(14) × (16)	12217	74	21	54	18	—	20	77·89
(14) × (23)	12218	80	16	36	26	—	12	83·33
(14) × (27)	12219	76	21	41	25	—	19	78·35
(14) × (33)	12220	71	19	44	23	—	19	78·89
(14) × (41)	12221	68	20	28	21	—	15	77·27
(14) × (44)	12222	67	24	50	15	—	24	73·63
(14) × (46)	12223	75	19	52	20	—	18	79·79
Total		1312	369	819	395	1	339	77·96
Expected		**1261**	**420**	**778**	**388**	**0**	**388**	**75·00**

As all of the 11 broad-leafed males which occurred in the F_2 family were used in these crosses, we are now able to classify that family definitely on the basis of genotypic constitution, and to show that the 49 F_2 individuals consisted of

17 homozygous broad-leafed females,
15 heterozygous broad-leafed females,
11 heterozygous broad-leafed males, and
6 homozygous narrow-leafed males.

It will be noticed in Table III that the proportions of the sexes are almost completely normal, although the mother-plants for these crosses were included in Table I among those which produced almost no females when crossed with narrow-leafed males. The only striking departure from the expected result, as shown in this table, is the occurrence of a narrow-leafed female. It is certainly a peculiar circumstance

that in the families in which hundreds of narrow-leafed females were expected, not one appeared, while the only narrow-leafed female which did appear was included in a family (No. 12210) in which no narrow-leafed females were to be expected. This narrow-leafed female was remarkable in several respects; it was the smallest adult Lychnis plant which I have yet seen, attaining a height of no more than 16 cm as compared with 33—114 cm among my other Lychnis cultures. Although the young rosette was of the usual *angustifolia*-type, it remained smaller than the

Fig. 4. A narrow-leafed female "mutant" (at left) (Ped. No. 12210 (2)) compared with one of its narrow-leafed male sibs (5). A 30 cm rule included for comparison.

rosettes of its narrow-leafed sibs. The stem-leaves were broad, as in other narrow-leafed plants, but not so strikingly acuminate. In this regard they were intermediate between the stem-leaves of the *angustifolia* males and those of "*typica*" females. The calyx was smooth and nearly cylindric, the ribs being much less prominent than is usual in this species, and without a trace of red pigmentation. The flowers were about 1·8 cm in diameter, scarcely exceeding the calyx-tube, while the females of *Melandrium album* Garcke, of which this plant was a pure derivative, usually have the corolla rather strongly exserted

from the calyx-tube. The petals were of the usual type, broad, with an apical cleft about one-third their length: stigmas long and very slender, exserted from the corolla about 5 mm. (In typical *M. album* they are usually included or nearly so, while in *M. rubrum* they are exserted). Capsules narrowly conical, slender. Another remarkable feature was the apparent absence of the abscisss-layer, which, in most other strains of *Lychnis dioica*, and especially in *Melandrium album*, causes the buds and flowers to drop off or to be broken off readily. In Figure 4 this

Fig. 5. Narrow-leafed female No. 12210 (2). Numbered divisions on the rule are inches (1 inch = 2·5 cm).

plant is shown in comparison with one of its narrow-leafed male sibs. See also Fig. 5.

That this peculiar plant represents a mutation of some sort, there can be little doubt, but its genotypic relationship with its sibs can not be surmised. It may have been a sex-mutant from a narrow-leafed male or a leaf-mutant from a heterozygous broad-leafed female, or something independent of both. Whether its characters are those which will be found in narrow-leafed females, when the latter are produced by normal segregation and recombination, – as I have no doubt they will be in some future mating between heterozygous broad (× narrow)-leafed females

and narrow-leafed males, — is also an important question for whose answer there is at present no basis for a guess.

(d) *Crosses between heterozygous broad-leafed males and homozygous broad-leafed females.*

A cross between a heterozygote and a homozygote, when dominance is complete, as it is in the case of the particular characters here involved, is expected to give no result of special genetic interest. The data from such matings in Table IV serve to complete the records of the crosses made in the F_2 family under discussion, and emphasize further the difference between the genetic behavior of the narrow-leafed males and that of their broad-leafed male sibs, with respect to the distribution of the sexes. In Table II it may be noted that the two females (19) and (49) which were the mothers of all the families included in Table IV, produced no female offspring when crossed with narrow-leafed males, while Table IV shows that, when crossed with broad-leafed sibs of those same narrow-leafed males, they produced practically as many females as males.

Table IV.

Formula: $\widehat{XBF} . XB\widehat{F} \times \widehat{XBF} . X\widehat{bf}$.

Ped. No. 11335	Culture No.	Rosettes Broad-leafed	Adults Broad-leafed	
			Female	Male
(19) × (15)	12226	85	38	42
(19) × (16)	12227	89	42	41
(19) × (18)	12228	92	42	31
(19) × (23)	12229	88	37	37
(19) × (27)	12230	82	37	42
(19) × (33)	12231	96	43	53
(19) × (41)	12232	74	28	32
(19) × (44)	12233	76	42	33
(19) × (46)	12234	94	43	47
(49) × (44)	12258	93 + 1 (?) [1]	47	43 + 1 (?) [1]
	Total	897 + 1 (?)	399	401 + 1 (?)
	Expected	898	400	400

[1]) This plant had leaves almost as narrow as those of *angustifolia*, but the bristle-like rudiment of the ovary was only 1 mm long. Its genotypic character is not known.

III. Other crosses bearing upon the relation of the gene *B* to the gene *F*.

It is now a familiar idea, first suggested by DE VRIES (1903, p. 504) and frequently mentioned by recent writers, that a mutation which takes place in the preparation of any gamete may be expected to produce a heterozygous mutant, because of the practically prohibitive chances against the meeting of two gametes which have independently undergone the same mutation. Those supposed mutants which breed true from the first, and especially those which possess a new dominant character, would seem to require some other interpretation, unless, as appears to be true to a large extent in the Oenotheras, a hereditary mechanism is involved by which heterozygotes may breed true.

If the mutant is a Mendelian recessive, as in the case of *L. dioica angustifolia*, it may be supposed to make its appearance only when a union takes place between a sperm and an egg, both of which lack the determiner for the dominant character of the parent type. The question presents itself, therefore, as to the condition of the broad-leaf determiner, *B*, in the strain which gave rise to the original *angustifolia* mutant. From the results of the crosses recorded above in Tables II and IV, it is clear that the females of normal broad-leafed strains are homozygous for both the female gene *F* and its coupled broad-leaf gene *B*. The broad-leafed males in the F_2 families, as we have also seen in Table III, were heterozygous for both of the genes *B* and *F*, but what is the condition of *B* in the males of normal broad-leafed strains? It might be either homozygous, $X\widehat{BF}.X\widehat{Bf}$, or heterozygous, $X\widehat{BF}.X\widehat{bf}$. If homozygous, the occurrence of a narrow-leafed male mutant must have required a double mutation, affecting both an egg and a sperm. If on the other hand, the males of the normal strains, generally, are simultaneously heterozygous for the genes *B* and *F*, a single mutation which removed the *B* from its combination with the *F* might give rise to a narrow-leafed male, for in every cross half of the available sperms ($X\widehat{bf}$) would already lack the gene *B*, and would thus be ready to unite with any $X\widehat{bF}$ egg which might be presented. Prior to the presentation of such a mutated egg, the existence of $X\widehat{bf}$ sperms could not be discovered because they must always fertilize eggs of the type $X\widehat{BF}$.

Now that heterozygous females are available, half of whose eggs are of the type $X\widehat{bF}$, it will be easy to test the males and hermaphrodites of all the various normal strains with regard to the homozygous

or heterozygous condition of their broad-leaf determiners. I have three such crosses to report at present, and have made the requisite pollinations to test the condition of the males in all of the other independent strains in my hands. I will greatly appreciate the consideration of any one who will send me seeds of other strains of *Lychnis dioica* from as many localities as possible, in order that similar tests may be made upon them to ascertain whether the males of this species have the same genotypic configuration, *generally*, with respect to the *F* and *B* genes.

The three F_1 families produced by crosses of males or hermaphrodites of independent families, upon heterozygous broad(× narrow)-leafed females, may be given separately as follows:

(1) Pedigree Numbers: 10244 (9) × 1090 (64) = 11334. The mother of this cross was a female in my F_1 broad(× narrow)-leafed family reported above, for which the seeds were sent me by Dr. Baur in 1911. The father was a white-flowered male in a family representing a combination of two strains coming originally from Cold Spring Harbor, Long Island, and from Harrisburg, Pennsylvania, respectively. The seeds were sown early in March 1912 and produced 20 plants, all of which bloomed. There were 14 broad-leafed females, 5 broad-leafed males and 1 narrow-leafed male. The numbers are too small to be of much value, but the parallel with the family No. 11335, which was the offspring of the same mother, is striking. The single narrow-leafed male was in all respects typical of the *angustifolia*-form. It had a bristle 5·5 mm long as compared with 2·0—3·5 mm in its five male sibs. Its occurrence in this family indicates that the father was probably heterozygous for the gene *B*, although certainly separated by a very long series of intervening generations from any individual which could have been in the ancestral line of the Sadowa plants which gave rise to the narrow-leafed mutant. Since only one narrow-leafed plant appeared in this pedigree it is not absolutely impossible that it may have been itself a mutant. Five narrow-leafed individuals were theoretically due to appear if both parents had been heterozygous, but as we have already seen, *angustifolia* is a weaker form than "*typica*" and is consequently usually deficient in numbers.

(2) Pedigree numbers: 11335 (13) × 11127 (11) = 12260. The mother plant (11335 (13)) is shown above in Tables I and III to have been heterozygous for the gene *B*. The father was a hermaphrodite containing elements derived from the two original strains mentioned in the last paragraph, but tracing back in one line to my original hermaphrodite mutants discovered in 1908 in pure cultures of the Cold Spring Harbor strain. The seeds were sown in February 1913, and yielded

86 broad-leafed rosettes and 9 narrow-leafed. The 91 plants which bloomed consisted of 67 broad-leafed females, 15 broad-leafed hermaphrodites and 9 narrow-leafed hermaphrodites. The narrow-leafed plants were indistinguishable from the *angustifolia* males of other pedigrees in any respect other than the development of well-marked ovaries, some of which were functional. Not only were the leaves identical at all stages with those of *angustifolia* males, but the petals also were narrow and frequently exhibited the virescent lines mentioned above in the description of the *angustifolia* form.

This demonstration that my "genetic" hermaphrodites have the same constitution with respect to the broad-leaf character as the males, being like them, heterozygous for the gene *B*, is of much interest because of the strong support it gives to my conclusion, arrived at on other grounds, that the hermaphrodites are modified males: at the same time it strengthens the indication given by the preceding family, that the males of *Lychnis dioica* may be *generally* heterozygous with respect to the gene *B* as well as the gene *F*. MORGAN (1913, p. 173) assumes that my hermaphrodite mutants were derived from the female, by a modification of one of the female sex-genes, *F*. He gives the female the formula *FF* and the hermaphrodite *FH*, just as I gave them in one of my formulae (SHULL 1911, pp. 357 and 365), though he states that the symbols he uses are not those used by me. The only difference consists, not in the symbols, but in MORGAN's assumption that the *H* is a modified *F*, while I supposed that it might have an origin independent of *F* and was inclined to the view that it resulted from the modification of a male gene *M*, or perhaps a sexually indifferent "synaptic mate" of *F*. If the genetic hermaphrodites were modified females, would it not be strange that in the process of modification the sex should be only half way converted to the male condition, while the accompanying broad-leaf character is completely reduced to the condition seen in the *angustifolia* males? While such an interpretation is possible, it appears to me simpler to conclude that the mutation which gave rise to the hermaphrodite took place in that element of the male which already lacked the gene *B* and which may possibly be a male gene, *M*. A further convincing evidence that hermaphrodites are derivable from the males is the occurrence of a narrow-leafed hermaphrodite mutant in family No. 12240 (see Table I), for in that family no narrow-leafed females were due to appear.

(3) Pedigree Numbers: 11335 (14) × 11266 (51) = 12261. The mother plant has been shown to be heterozygous with respect to *B*

(Tables I and III). The father was a well developed hermaphroditic plant in a family of pure *Melandrium album*, being the only hermaphrodite I have yet seen in this strain. The original material of this line had been sent to me in September 1909 by Dr. BAUR, and had come from nature in the vicinity of Friedrichshagen near Berlin, Germany. It may have been rather closely related, therefore, to the line which produced, in that vicinity, the *angustifolia* mutant. The rarity of hermaphrodites in this *M. album* strain may be inferred from the fact that in the same year (1912) in which this hermaphroditic plant appeared, I had 57 families of pure first cousins of this plant, which contained a total of 1861 females and 1911 males and no hermaphrodites. The sibs of the hermaphrodite plant consisted of 34 females and 36 males.

The seeds from this cross, sown February 15, 1913, produced 96 broad-leafed and 0 narrow-leafed rosettes. Of these plants 95 bloomed and all were female! In many hundreds of families of *Lychnis dioica* which I have grown during the past eight years, I have had no sizable family before 1913 in which no males (or hermaphrodites) were included, though there have been wide differences in the ratios. The result is the more remarkable when it is recalled that both in BAUR's cultures (BAUR 1912) and in mine there has generally been an excess of males in the pure *M. album* families, though in other strains of *Lychnis dioica* there has been, on the whole, a marked excess of females.

With some hesitancy I offer a hypothesis for this unexpected result, since it may not be possible to determine experimentally whether the hypothesis is correct or not. In my earlier papers (SHULL 1910, 1911) I have shown that certain hermaphrodites gave the same results, on breeding, as if they had been normal males. These I have called "somatic hermaphrodites" because their genotypic condition was apparently the same as that of the normal males. On the other hand, STRASBURGER (1900, 1910) and DONCASTER (1912) have shown that females affected by the anther-smut *(Ustilago violacea)* are changed to apparent (i.e. somatic) hermaphrodites, and DONCASTER (loc. cit.) has found in one such case pollen-mother-cells formed. I am now inclined to the view that the hermaphrodite plant (11266 (51)) used in the cross described in this section, was merely a *somatic* hermaphrodite, and that instead of being derived from the male as in my former somatic hermaphrodites, this one was produced by a somatic modification of the female, whose genotypic condition remained unchanged, so that all of its sperms were of a single sort, all carrying both of the determiners *B* and *F* in their normal condition.

In full harmony with this hypothesis are two crosses in which the same hermaphroditic plant was crossed upon other females. In the first of these (Ped. Nos. 11335 (19) × 11266 (51) = 12262) the mother was a homozygous sib of the female plant which was used as mother of the preceding family. The offspring were all broad-leafed as expected, and the 96 plants which bloomed were all female! In the second (Ped. Nos. 11286 (2) × 11266 (51) = 12339) the mother was likewise a pure *Melandrium album*, a pure first cousin of the hermaphroditic specimen under consideration. All of the 85 plants bloomed and all were female! Unfortunately these were the only crosses made with this hermaphrodite, and repeated attempts to get self-fertilized seeds of it failed because of the ease with which the buds, flowers, and immature capsules were caused to drop off,—a feature more strongly developed in *M. album* than in any of my other strains of *Lychnis dioica*, and also generally more prominent in the hermaphrodites of any family than in the females of the same family. This greater tendency to cut off the buds and flowers by an abscisss-layer in the hermaphrodites as compared with the females, is not strange, as the formation of such abscisss-layers is universal in the males.

The failure of this remarkable hermaphrodite to produce any hermaphroditic offspring renders it impossible to derive from it any information concerning the state of normal males and genetic hermaphrodites with respect to the gene *B*. Doncaster (1913 a) has reported a somewhat similar experience with *Abraxas grossulariata* in which certain females produced only female offspring, and he was able to show that these females were characterized by an abnormal chromosome-number. No cytological studies were made on my female-producing hermaphrodite Lychnis, but I do not think it probable that such an examination, if made, would have discovered a cytological basis for its peculiar behavior[1]).

IV. Concerning genotypic formulae of the sexes.

Various attitudes may be taken with regard to genetic formulae. Some writers appear to hold (though appearances may be misleading in this case) that such formulae present a picture of the actual constitution

[1]) These wholly female progenies may suggest to some the possibility of parthenogenesis, but against the plausibility of such a suggestion may be cited the fact that in hundreds of the crosses which I have made among various strains of *Lychnis dioica*, the occurrence of an individual having only the characters of the mother would have strikingly differentiated such individual from its sibs, but I have never seen a single case of this kind, and do not believe that parthenogenesis occurs in this species.

of the "hereditary mechanism": others go to the opposite extreme and maintain that they are simply a shorthand description of the results of genetic experiments. It appears to me that an intermediate position is the proper one, and I believe that this is the attitude taken, consciously or unconsciously, by most of those who use genetic formulae. A formulation must represent with approximate correctness the experimental results, — otherwise it can have no value; but a formula is both something less and something more than such a description. It constitutes not only an abbreviated statement of results already secured, but at the same time it involves a prophecy as to future results. Both of these functions of genetic formulae are imperfectly performed: instead of saying that they describe the results of genetic experiments, it would be more correct to say that they approximate those results so closely that they may be advantageously used as standards of comparison, and that, although they may not correctly represent in any case the actual genotypic apparatus, *they do symbolize an internal mechanism which could give rise to approximately the observed genetic results.*

Predictions as to the outcome of genetic experiments, based upon this hypothetical internal mechanism, fail with a frequency sufficient to add zest to the work of every geneticist. To those who are following genetic investigations on a fairly extensive scale, these constant surprises are a sufficient safeguard against giving the genetic formula too important a significance as a picture of the actual constitution of the genotype. The limitations of genetic formulae in this respect become even more convincing when it is seen that each genetic situation, including both empirical results and prophetic inferences, can be equally well expressed by several different sets of formulae. On several occasions I have pointed out such alternative formulations for given sets of genetic facts (Shull 1909, 1910a, b, 1911), and the literature abounds in examples of the application of different formulae by different writers, to the same or essentially the same situation.

As the literature increases in volume it becomes more important that genetic terminology be simplified as far as this may be done consistently with the necessities of a correct statement of the ideas intended to be conveyed. Several suggestions have already been made toward simplification (Lang 1910, Morgan 1913a, b, Castle 1913, Emerson 1913), but the more radical of these schemes, even if generally adopted, would lead to confusion rather than to simplification. No scheme which would overturn or change beyond recognition, the formulae which are now in use, and which would consequently disconnect future genetic

literature from that which is already published, can produce the desired simplification: but there are certain principles of conduct in the choice of symbols which writers might elect to follow in the future, which would avoid unnecessary addition to the confusion.

(1) The most important of these principles is that of *conformity to those elements of past and present usage which have become so general as to be fairly considered "standard"*. There appear to me to be two such standard elements: namely, (a) The use of capital letters for the assumed presence of determiners, and the corresponding small letters for the assumed absence of those determiners; and (b) such a choice of symbols that the specific reactions for which the designated genes are believed to be responsible, shall be definitely suggested by the symbols, thus assisting the memory and rendering less necessary the constant reference to keys. The most feasible method of accomplishing this object, and that which is so generally used as to be most nearly "standard", is the adoption of the initial letter, or of some other prominent letter in the name of the reaction which the given gene produces, — the name of the character being in that one of the three scientifically international languages, English, French, or German, which is being used at the time by the writer who proposes the symbol. Lang's suggestion that the initial of the Greek name of the given character should be used, does not appeal to me except in certain special cases, because the Greek (or Latin) names are not as familiar to most geneticists as the corresponding words in the three languages, English, German and French, in which nearly all of the genetic literature is being published.

(2) A second principle whose general adoption would avoid much confusion is *the principle of priority*. This should not be applied in the rigid manner of the taxonomist, but whenever a writer is dealing with genes which have been investigated and which already have published symbols, he should use those symbols in preference to new ones, unless, as will sometimes happen, a situation arises which makes the use of certain prior symbols impossible in which case these unavailable symbols, and these only, should be replaced by new ones. If a number of formulations already occur in the literature, strict priority need not be insisted upon; but preference should be given to those symbols which were used in the paper which has made the most fundamental contribution to the knowledge of the particular genotypic complex under consideration, always, when other things are equal, giving the preference to symbols which conform most nearly to the spirit of the preceding section. If this rule were generally adopted, regardless of the manner in which the

prior symbols were themselves chosen, it being required only that they conform to the conventional method stated above under (1) (a), most of the symbols would soon become as familiar to the geneticist as are the characteristics they represent.

(3) The use of subscripts, exponents, accents and different styles of type should be abandoned, except as temporary didactic expedients. The positive homozygote is by some writers represented by a subscript-two, as A_2, instead of *AA*, but if such a scheme were generally adopted the homozygous purple-flowered individual would be P_2 and a homozygous female F_2, but these symbols already have general genetic usage with other meanings. Duplicate determiners might be represented by successive alphabetic symbols, the first being the initial of the character which is represented in duplicate: thus instead of R_1, R_2, R_3 or R′, R″, R‴ for NILSSON-EHLE's red pericarp-colors of wheat, we would have *R*, *S*, *T*: for the ligula in oats, *L*, *M*, *N*, *O*; and for EAST's two determiners for yellow endosperm in maize, *Y* and *Z*.

(4) It sometimes happens that a character is not easily described or suggested by any single word. In such a case any unoccupied alphabetical symbol may be used, and except for good and sufficient reasons such a symbol once adopted should be accepted by other writers who deal with the same character. Several writers have intentionally abandoned the use of suggestive symbols, for the laudable purpose of emphasizing the fact that no unit-character is the product of the single gene represented by the symbol. It appears to me that the true relation between the symbol and the unit-character can be made sufficiently clear without sacrificing the didactic advantages of the suggestive symbol.

While none of these suggestions, except perhaps the first, should be made a hard and fast rule, a general adherence to them would greatly aid in making genetic literature more lucid. At present the number of synonymous symbols and formulae involving any given character are roughly proportional to the number of investigators who have studied that character. This is well illustrated by the genetic formulae of the sexes, for the sex-phenomena are more universally interesting than any other single unit-character-complex with which geneticists deal and the number of different formulations has become surprisingly large.

In this case the confusion has been more than doubled by the fact that cytology and experimental breeding have each developed a formulation of the sexes, and that the formulae derived from these two fields of investigation have not only had considerable influence upon each other, but that they have often been more or less intermingled.

Cytological studies have shown in a considerable number of animals belonging to several different natural groups, that the female contains a pair of special chromosomes, the "X-chromosomes", while the male has only one similar chromosome, either unpaired or paired with a chromosome which is often smaller than the X-chromosome, and which is known as the "Y-chromosome". Sometimes instead of the Y-chromosome there is a group of chromosomes which remain associated together as a "Y-element", this group being included, as a whole, in 50 per cent of the sperms, the X-chromosome being present in the rest.

These results have led to the rather frequent adoption of the letters *X* and *Y* in the genotypic formulations of the sexes, but there appear to me to be certain more or less serious disadvantages of such use. It was entirely proper that CASTLE (1909) should use the formulae, $XX = ♀$, X or $XY = ♂$, in assisting WILSON (1909) to clear up his difficulties in aligning the cytological observations on the "X"- and "Y"-chromosomes, with current interpretations of Mendelian inheritance; but now that these difficulties have entirely disappeared, there seems to be no good reason why the earlier method which represents the determiner for femaleness by *F* and its absence by *f*, and the determiner for maleness by *M* and its absence by *m*, should not be universally followed in constructing the genetic formulae of the sexes. These symbols are in entire accord with the principles of standardization suggested above.

Besides the X- and Y-chromosomes we now have references in the literature to the "Second" and "Third" chromosomes. There has been established in this way a rather definite chromosome terminology whose advantages are manifest and which should be made permanent by consistent usage. The relations between the Mendelian genes and the chromosomes are still a matter for speculation and discussion, and just because these relations must doubtless long remain problematic, it seems inadvisable to continually imply by the symbols, that chromosomes and Mendelian genes are synonymous terms. The inadvisability of the use of *X* for the sex-gene is rendered more obvious by the apparent demonstration, through the brilliant work of MORGAN (1911 c) with Drosophila, that the sex-determiner is probably not the X-chromosome, as a whole, but only a part,—perhaps a very small part,—of it. We should be able to say without tautology that the sex-determiner (*F* rather than *X*) is probably carried by the X-chromosome.

The difficulties due to the introduction of chromosome-terminology into genotypic formulae are accentuated when the symbol *Y*, representing a gene for yellow pigmentation, is introduced into the same formula in

which *X* represents the gene for sex (Morgan 1912 b, Morgan and Lynch 1912, Little 1912), or when *O* for orange pigmentation appears together with *X* in the genetic formulae used by a writer who has frequently used *O* to represent the absence of *X* (Morgan 1911 c).

Aside from formulae whose manipulations involve assumptions of selective fertilization (Castle 1903, Doncaster and Raynor 1906, Goodale 1910, Doncaster 1911, Schleip 1912), reversible dominance and changing potencies of determiners (Smith 1910, de Meijere 1911, Goldschmidt 1912, Strong 1912 a, b), — processes having no adequate experimental support and too elusive to be of use in working out genetic problems, six different types of formulae may be used to represent the genotypic relations between the sexes, — three for those cases in which the female is a sex-homozygote and three for those in which she is a sex-heterozygote. Several of these formulae have appeared in many variations, while others have been little used and consequently have few synonyms. The classification of the various formulations given below is intended to be fairly comprehensive, but not exhaustive. Since chromosome-terminology has been blended with the genetic, both are included. For this reason it has not always been easy to decide where a particular formula should be placed, since some of those who have discussed the cytological phenomena have carefully avoided committing themselves regarding the functions of the Y-chromosome. For the sake of the classification I have assumed that the Y-chromosome is sexually indifferent, as that seems to be the view generally held by those who have discussed the cytological basis of sex-determination. The division into those cases (A) in which the female is homozygous, and (B) in which she is heterozygous, now rests upon such a large body of harmonious evidence, that it must be accepted as a natural division: but the three sets of formulae available for each of these natural divisions, are largely hypothetical and may be used interchangeably for nearly all of the cases thus far investigated. These three hypothetical formulations differ from each other according as they assume that a member of the homozygous sex is a positive, a negative, or a neutral, homozygote.

A. The female is homozygous, the male heterozygous.

Examples: Bryonia, Lychnis, Nematoda, Crustacea, Myriapoda, Arachnida, Odonata, Orthoptera, Hemiptera, Diptera, Mammalia.

1. *The female is assumed to be a positive homozygote.*

Model formulae: $XXFF = ♀$, $XXFf = ♂$,
or simply, $FF = ♀$, $Ff = ♂$.

These formulae have been used by MORGAN (1911a), SHULL (1911), STURTEVANT (1912a), and GOLDSCHMIDT (1913).

Synonymous formulae:

(1) *FFmm* = ♀, *Ffmm* = ♂ (Morgan 1911a, Stevens 1911a).
(2) *MMFF* = ♀, *MMFf* = ♂ (Goldschmidt 1911, 1913, Lang 1912, Correns and Goldschmidt 1913).
(3) *MMFF* = ♀, *MMF* = ♂ (Morgan 1911c).
(4) *FF* = ♀, *FO* = ♂ (Morgan 1911a).
(5) *FF* = ♀, *FY*[1]) = ♂ (Spillman 1911).
(6) *XX* = ♀, *X* = ♂ (Wilson 1909, 1910, Castle 1909, Morgan 1910a, b, 1911c, 1912a, b, 1913c, Pinney 1911, Morgan and Lynch 1912, Dexter 1912, Morgan and Cattell 1912, 1913, Sturtevant 1913).
(7) *MMXX* = ♀, *MMX* = ♂ (Morgan 1911c).
(8) *XX* = ♀, *X* — = ♂ (Castle 1912, Little 1912, Morgan 1911b, 1912c, Bridges 1913b).
(9) *XX* = ♀, *XO* = ♂ (Morgan 1911a, 1913c).
(10) *xx* = ♀, *x0* = ♂ (Hertwig 1912).
(11) *XX* = ♀, *Xx* = ♂ (Arkell 1912, Arkell and Davenport 1912, Doncaster 1913b).
(12) *XX* = ♀, *XY*[1]) = ♂ (Wilson 1909, 1910, Stevens 1911b, Edwards 1911).
(13) *xx* = ♀, *xy*[1]) = ♂ (Hertwig 1912, Schleip 1912).
(14) ♀ = ♀, ♀ = ♂ (Shull 1910).

2. *The female is assumed to be a negative homozygote.*

Model formulae: ***XXmm*** = ♀, ***XXMm*** = ♂,
or simply, ***mm*** = ♀, ***Mm*** = ♂.

These formulae have been used by GOLDSCHMIDT (1913) and JOHANNSEN (1913).

[1]) Formulae (5) (2) and (3) have the same construction as those included below under the case in which the female is assumed to be a neutral homozygote. They are included in the present case because the Y or y has been generally represented as a sexually indifferent element. The authors who have used these formulae have not always expressly stated this point, however, so there may be some doubt in such a case whether they should be included here or below under 3.

Synonymous formulae:

(1) *FFmm* = ♀, *FFMm* = ♂ (Shull 1911).
(2) *OO* = ♀, *fO*[1]) = ♂ (Morgan 1911a).
(3) *OO* = ♀, *XO* = ♂ (Pinney 1911).
(4) *YY* = ♀, *XY* = ♂ (Wilson 1910, Stevens 1911b).
(5) *aa* = ♀, *Aa* = ♂ (Baur 1911).
(6) ♀♀ = ♀, ♀♀♂ = ♂ (Shull 1910).

3. *The female is assumed to be a neutral homozygote.*

Model formulae: ***XXFF*** = ♀, ***XXFM*** = ♂,
or simply, ***FF*** = ♀, ***FM*** = ♂.

This formula has been used by Shull (1911).

Synonymous formulae:

(1) *ff* = ♀, *(f)m* = ♂ (Schleip 1912).
(2) *ww* = ♀, *wm* = ♂ (Correns 1907).
(3) ♀♀ = ♀, ♀♂ = ♂ (Morgan 1911a, Smith 1906, 1910).
(4) ♀♀ = ♀, (♀)♂ = ♂ (Wilson 1909).

B. **The female is heterozygous, the male homozygous.**

Examples: Echinoidea, Lepidoptera, Aves.

4. *The male is assumed to be a positive homozygote.*

Model formulae: ***XXMm*** = ♀, ***XXMM*** = ♂,
or simply, ***Mm*** = ♀, ***MM*** = ♂.

These formulae have been used by Sturtevant (1912a, b) and Bridges (1913a).

Synonymous formulae:

(1) *FFMm* = ♀, *FFMM* = ♂ (Goldschmidt 1912, 1913, Sturtevant 1912a, Correns and Goldschmidt1913, Goldschmidt and Poppelbaum 1914, Gerschler 1914).
(2) *XO* = ♀, *XX* = ♂ (Gerould 1911).
(3) *xo* = ♀, *xx* = ♂ (Gerould 1911).
(4) *xO* = ♀, *xx* = ♂ (Hertwig 1912).
(5) *YO* = ♀, *YY* = ♂ (Gulick 1911).

[1]) This formula becomes comprehensible when it is known that in the paper in which the formula appears, Morgan does not follow the usual method of letting the lower-case letter denote the absence of a determiner whose presence is indicated by the corresponding capital.

(6) *y0* = ♀, *yy* = ♂ (Gulick 1911, Hertwig 1912).
(7) *z0* = ♀, *zz* = ♂ (Hertwig 1912).

5. *The male is assumed to be a negative homozygote.*

Model formulae: ***XXFf*** = ♀, ***XXff*** = ♂,
or simply, ***Ff*** = ♀, ***ff*** = ♂.

These formulae have been used by Spillman (1908), Goodale (1909), Hurst (1909), Pearl and Surface (1910a, b), Morgan (1911a), Bateson and Punnett (1911), Cole (1912), Morgan and Goodale (1912), Hadley (1913), Goldschmidt (1913), and Johannsen (1913).

Synonymous formulae:

(1) *Ffmm* = ♀, *ffmm* = ♂ (Morgan 1911a).
(2) *FO* = ♀, *OO* = ♂ (Morgan 1911a, Morgan and Goodale 1912).
(3) *FG* = ♀, *GG* = ♂ (Wilson 1910, Pinney 1911).
(4) *X* = ♀, no-X = ♂ (Castle 1909).
(5) *X* — = ♀, — — = ♂ (Castle 1912).
(6) *XO* = ♀, *OO* = ♂ (Morgan 1911a).
(7) *x0* = ♀, *00* = ♂ (Hertwig 1912).
(8) *XO* = ♀, *O* = ♂ (Pinney 1911).
(9) *XY* = ♀, *YY* = ♂ (Wilson 1910, Morgan and Goodale 1912).
(10) *xy* = ♀, *yy* = ♂ (Schleip 1912).

6. *The male is assumed to be a neutral homozygote.*

Model formulae: ***XXFM*** = ♀, ***XXMM*** = ♂,
or simply, ***FM*** = ♀, ***MM*** = ♂.

These formulae have been used by Federley (1911).

Synonymous formulae:

(1) *f(m)* = ♀, *mm* = ♂ (Schleip 1912).
(2) ♀♂ = ♀, ♂♂ = ♂ (Punnett and Bateson 1908, Doncaster 1908, Bateson 1909, Hurst 1909, Goodale 1910, Smith 1910, 1911, 1913, Morgan 1911a).
(3) ♀(♂) = ♀, ♂♂ = ♂ (Wilson 1909).

The 50 sets of formulae here listed are not all that have been used to represent these 6 fundamentally distinct ideas regarding the genotypic interrelations of the sexes, but they are sufficient, I think, to indicate the degree of simplification which would result from a general

adoption of the "standard" formulae. I have introduced into all the formulae of the sexes used in the present paper, the symbols *XX*, to call attention to the fact that, whether symbolized or not, the rest of the genotype with which the special factors for sex are associated, is important. This is the *XX* of JOHANNSEN which represents all those elements or characteristics of the genotype which are not otherwise specifically mentioned in the given formula. They pertain logically to every genetic formula, and when not expressed they must be, nevertheless, always understood as taken for granted. Several writers have introduced *MM* or *FF* into the formulae for both sexes; but in such cases there can be no experimental basis for the assumption of the specific determiners implied by these symbols. All we can say is that in one case *XX* is essentially male and becomes female only when brought into relation with one or more added *F* determiners: and in the other case that *XX* is essentially female and becomes male only in reactions with added *M* factors. Whether the essential maleness or essential femaleness of the unanalyzable part of the genotype, is due to the presence of a single pair of *F* or of *M* factors, or of forty such pairs, or of none at all, there is in these cases no basis for a judgment.

As already stated, there are three sets of formulae which may be used in describing the facts of sex-inheritance in any organism, and the choice of a particular formulation must be made arbitrarily, though a decision in favor of one particular set of formulae may be *suggested* by some feature of the evidence. Thus in those animals in which there is no Y-chromosome in the male, it is natural, though not necessary, to prefer the formulae $FF = ♀$, and $Ff = ♂$. As pointed out by several writers, it is possible to think of the chromosomes as sexually indifferent,—simply as passive indicators of sex, rather than sex-determiners,—and if this be their status no limitation is placed even in these cases, upon the use of the other two sets of formulae. When a Y-chromosome is present, there is no longer such strong reasons for considering the female a positive homozygote, for if the sex-determiner should be related to only a small part of a chromosome, as MORGAN (1911c) has made plausible, the difference in size of the X- and Y-chromosomes is no barrier to the inclusion of a male sex-determiner in the Y-chromosome, which is absent from the X-chromosomes, the difference in the size of the X- and Y-chromosomes then perhaps having relation to other factors concerned with the greater anabolic activity required of the female, or with other secondary sexual relations. This would make the female a negative sex-homozygote, despite the pair of large

chromosomes. On the other hand the X-chromosomes may contain one or more factors for femaleness and the Y-chromosomes one or more factors for maleness, the latter being epistatic. All of the empirical phenomena would be fully met by any of these hypotheses.

In the present paper I have used the formulae $XXFF = ♀$ and $XXFf = ♂$, not because I consider these formulae better adapted than the other two sets of available formulae, to express the observed results in Lychnis, but because these formulae have been used more frequently than either of the other two sets for cases in which the female is a sex-homozygote. The preponderant use of the *FF-Ff* scheme is due, I think, solely to cytological phenomena observed in certain classes of animals, but which are absent in others and which have not yet been observed in plants. I have shown, in fact, (SHULL 1911) that the origin and genetic behavior of the hermaphrodite mutants favor one of the other formulations, because it seems more in harmony with other known cases of mutation to assume that the hermaphrodites result from a retrogressive variation in a dominant male determiner than from a progressive variation in a cryptomeric female determiner.

It can be readily shown that the discovery of sex-limited characters does not help us to reach a decision as to whether the female is positive, negative or neutral. STURTEVANT (1912), writing of Bryonia and Lychnis, remarks that "in the absence of cytological evidence or sex-linkage phenomena a chromosome interpretation would perhaps be out of place." The cytology of *Lychnis dioica* was worked out by STRASBURGER (1910), and a sex-limited character is now available, but there is still no way in which we can decide with any security just what the sex-determiners in Lychnis are. There are 24 chromosomes in the somatic cells of both males and females, and one pair of these are larger than the rest, but no consistent difference has been detected between the members of this pair in either sex. The sex-limited character can be related to the other available genetic formulae just as well as to the set of formulae used in the present paper. Thus, if we assume that the female is a negative homozygote, *XXmm*, and the male *XXMm*, the broad-leaf factor, *B*, must be described simply as allelomorphic to *M* instead of coupled with *F*. The formulae would then be as follows:—

$\widehat{XBm}.\widehat{XBm}$ homozygous broad-leafed female,
$\widehat{XBm}.\widehat{Xbm}$ heterozygous broad-leafed female,
$\widehat{XBm}.\widehat{XbM}$ broad-leafed male,
$\widehat{Xbm}.\widehat{XbM}$ narrow-leafed male.

If the female is a neutral homozygote, the *B* factor must be coupled with *F*, just as if she were a positive homozygote, the only difference in the formulae being that an *M* replaces the *f* in the formulae of the males. The formulation on this basis appears as follows:—

$X\widehat{BF}.X\widehat{BF}$ homozygous broad-leafed female,
$X\widehat{BF}.X\widehat{bF}$ heterozygous broad-leafed female,
$X\widehat{BF}.X\widehat{bM}$ broad-leafed male,
$X\widehat{bF}.X\widehat{bM}$ narrow-leafed male.

All three formulations fit the genetic facts and all can be with equal propriety related to a chromosome explanation of sex. Something more is needed before it can be decided that one of these formulae is more likely to be a correct symbolization of the genotypic mechanism of sex in Lychnis, than the others, and what is true of Lychnis in this regard, is likewise true of sex-inheritance in most other species.

A number of cases are now known in which genetic factors which affect the same character, act in opposite directions, some producing or intensifying a given character which others inhibit, diminish, or modify in other ways. The same end-result may be produced by a retrogressive variation from a more advanced condition, or by a progressive variation from a less advanced condition. This being the case we are scarcely warranted in assuming that such universally distributed differential characters as femaleness and maleness are produced in all different organisms by the same method, even though we can successfully apply to all of them the same set of formulae. The fact seems to be that the genotypic nucleus which is common to both the males and females of any species, contains in itself nearly all of the elements necessary to the production of both the male and the female of that species, and it is therefore to a large degree essentially hermaphroditic. This is evidenced by the general occurrence in each sex, of vestigial organs which function only in the other sex. Under rare circumstances which are largely or entirely unknown at present, some or all of these vestigial organs may become more highly developed or even functional in an individual. The statement often made that the male contains femaleness and the female contains maleness is based upon such facts as these, but the expression is not particularly appropriate, since it rests, not upon what the two sexes possess, which is distinctive to each, but upon that which they possess in common. There seems no good reason for calling those things which both sexes possess in common, either maleness or femaleness. It must be remembered only that what they

both possess in common is nearly all of that which they each possess, and that the additional element or elements which are required for the actual realization of the one or the other sex, are conceivably of relatively minor value.

Summary.

The discovery by Baur of a narrow-leafed mutant in *Lychnis dioica* has led to the demonstration that the relatively broad leaves of the normal or "*typica*" form is a sex-limited character.

This narrow-leafed form is here described and illustrated under the name *Lychnis dioica angustifolia*. It differs from the normal type not only in its narrow leaves, but also in having narrower petals and longer rudimentary ovaries.

In crosses with the normal type *angustifolia* is a recessive which reappears in the F_2 only in half of the males. A complete analysis of the F_2 family showed that all of the broad-leafed males were heterozygous for the broad-leaf factor *B*, and that half of the females were homozygous, and half heterozygous, for the same factor. This confirms the conclusion gained from the breeding of hermaphrodites, that the female of *Lychnis dioica* is a sex-homozygote and the male a sex-heterozygote.

There was a remarkable absence of females in families produced by matings between the F_2 narrow-leafed males and numerous females; the total progenies from such matings included 2741 males and only 14 females, and 8 of the latter occurred in one small family of 66 individuals. The broad-leafed males in the same F_2 family produced males and females in approximately equal numbers.

The F_2 families resulting from crosses between heterozygous females and narrow-leafed males were expected to produce about 25 per cent narrow-leafed females. Only 2 females appeared in such families among a total progeny of 1097 and these 2 happened to be broad-leafed.

One narrow-leafed female did appear, but in a family in which it was not expected, having been produced by a cross between a heterozygous female and a broad-leafed male. This female was a very small dwarf; its genotypic relationship to the *angustifolia* form is unknown.

Evidence is presented indicating that the males of normal strains not directly related to the original *angustifolia* mutant, are heterozygous for the broad-leaf gene *B*, but further investigation will be necessary to determine whether this is *generally* the case.

The hermaphroditic plants in families derived from my original hermaphroditic mutants are also heterozygous for the gene *B*, which

strongly supports my conclusion that the hermaphrodite mutants resulted from a modification in the *male* genotype. A further proof of this relation between the hermaphrodites and males is given by the occurrence of a narrow-leafed hermaphrodite mutant in a family which included narrow-leafed males, but in which no narrow-leafed females were due to appear.

One well developed hermaphroditic specimen, when used as the pollen-parent in three different crosses, produced a progeny of 276 females and no males nor hermaphrodites. It is suggested that this plant may have been a "somatic" hermaphrodite whose genotypic constitution was that of a normal female.

Suggestions are made for the standardization of genetic formulae and a list of 50 formulae which have been used to represent the genotypic interrelations of the sexes, are arranged under the six standard formulae which represent the various conceptions which may be logically related to current Mendelian methods of interpretation.

There are two natural divisions of the sex-formulae, in one of which the female is a sex-homozygote, in the other a sex-heterozygote. Under each of these there are three available sets of formulae which differ from each other according as an individual of the homozygous sex is represented as a positive, a negative, or a neutral, homozygote. In most cases there is no basis for other than a purely arbitrary choice among these formulae, since they all fit equally well the genetic facts and can be related in most cases with equal ease to the cytological observations.

Males do not possess femaleness, nor do females exhibit maleness, but what they both possess in common is nearly all of what they each are. For this reason it is not difficult to believe that the actual realization of the one or the other sex may rest upon relatively minor circumstances which may be totally different in different cases.

Literature cited.

Arkell, T. R., 1912: Further report on inheritance of horn and wool covering in sheep. Ann. Rep. Amer. Breeders Ass. **8**: 561—568.

Arkell, T. R., and Davenport, C. B., 1912: Horns in sheep as a typical sex-limited character. Science N. S. **35**: 375—377.

Bateson, W., 1909: Mendel's principles of heredity. pp. 396. Cambridge: The University Press.

Bateson, W., and Punnett, R. C., 1911: The inheritance of the peculiar pigmentation of the silky fowl. Jour. Genet. **1**: 185—203.

Baur, E., 1911: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. pp. 293. Berlin: Gebrüder Borntraeger.

Baur, E., 1912: Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung bei *Melandrium album*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererb. **8**: 335—336.

Bridges, C. B., 1913a: Partial sex-linkage in the pigeon. Science N. S. **37**: 112—113.

— 1913b: Non-disjunction of the sex chromosomes of Drosophila. Jour. Exper. Zool. **15**: 587—606.

Castle, W. E., 1903: The heredity of sex. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College **40**: 187—218.

— 1909: A Mendelian view of sex-heredity. Science N. S. **29**: 395—400.

— 1912: Heredity and sex. Chapter IV in "Heredity and eugenics" by Castle, Coulter, Davenport, East and Tower, pp. 62—79. Chicago: University of Chicago Press.

— 1913: Simplification of Mendelian formulae. Amer. Nat. **47**: 170—182.

Cole, L. J., 1912: A case of sex-linked inheritance in the domestic pigeon. Science N. S. **36**: 190—192.

Correns, C., 1907: Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. pp. 81. Berlin: Gebrüder Borntraeger.

Correns, C., and Goldschmidt, R., 1913: Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. pp. 149. Berlin: Gebrüder Borntraeger.

Dexter, J. S., 1912: On coupling of certain sex-linked characters in Drosophila. Biol. Bull. **23**: 183—194.

Doncaster, L., 1908: Sex inheritance in the moth *Abraxas grossulariata* and its var. *lacticolor*. Report Evol. Comm. **IV**, pp. 53—57.

— 1911: Note on the inheritance of characters in which dominance appears to be influenced by sex. Jour. Genet. **1**: 377—379.

— 1912: Hermaphrodite females in *Lychnis dioica*. Science N. S. **36**: 282—283.

— 1913a: On an inherited tendency to produce purely female families in *Abraxas grossulariata*, and its relation to an abnormal chromosome number. Jour. Genet. **3**: 1—10.

— 1913b: On sex-limited inheritance in cats, and its bearing on the sex-limited transmission of certain human abnormalities. Jour. Genet. **3**: 11—23.

Doncaster, L., and Raynor, G. H., 1906: Breeding experiments with Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London **1**: 125.

Edwards, C. L., 1911: The sex-chromosomes in *Ascaris felis*. Archiv f. Zellf. **7**: 309—313.

Emerson, R. A., 1913: Simplified Mendelian formulae. Amer. Nat. **47**: 307—311.

Federley, H., 1911: Vererbungsstudien an der Lepidopteren-Gattung Pygaera. Archiv f. Rassen- u. Gesell.-Biol. 3. Heft, 1—60.

Gerould, J. H., 1911: The inheritance of polymorphism and sex in *Colias philodice*. Amer. Nat. **45**: 257—283.

Gerschler, M. W., 1914: Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontiden-Gattungen. Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererb. **12**: 73—96.

Goldschmidt, R., 1911: Einführung in die Vererbungswissenschaft. pp. 546. Leipzig u. Berlin: Wilh. Engelmann.

— 1912: Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. 1. Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts. Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererb. **7**: 1—62.

— 1913: Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl. pp. 546. Leipzig u. Berlin: Wilh. Engelmann.

Goldschmidt, R., and Poppelbaum, H., 1914: Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen II. 2. Weitere Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts. Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererb. **11**: 280—316.

Goodale, H. D., 1909: Sex and its relation to the barring factor in poultry. Science N. S. **29**: 1004—1005.
— 1910: Some results of castration in ducks. Biol. Bull. **20**: 35—66.
— 1911: Sex-limited inheritance and sexual dimorphism in poultry. Sci. N. S. **33**: 939—940.
— 1913: Castration in relation to the secondary sexual characters of Brown Leghorns. Amer. Nat. **47**: 159—169.
Gulick, A., 1911: Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden nebst Bemerkungen über die Bedeutung dieser Chromosomen. Archiv f. Zellf. **6**: 339—382.
Hadley, P. B., 1913: The presence of the barred plumage pattern in the White Leghorn breed of fowls. Amer. Nat. **47**: 418—428.
Hertwig, R., 1912: Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Centralbl. **32**: 1—45, 65—111, 129—146.
Hurst, C. C., 1909: Mendelism and sex. pp. 34. London: Taylor, Garnett, Evans & Co.
Johannsen, W., 1913: Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Aufl. pp. XI + 724. Jena: Gustav Fischer.
Lang, A., 1910: Referat über: W. E. Castle, H. E. Walter, R. C. Mullenix and S. Cobb. Studies of inheritance in rabbits. Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererb. **4**: 29—41. See pp. 40—41.
— 1912: Vererbungswissenschaftliche Miszellen. Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererb. **8**: 233—283.
Little, C. C., 1912: Preliminary note on the occurrence of a sex-limited character in cats. Science N. S. **35**: 784—785.
Meijere, J. C. H. de, 1910: Über Jacobsons Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von *Papilio Memnon* L. ♀ und über die Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale. Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererb. **3**: 161—181.
— 1911: Über getrennte Vererbung der Geschlechter. Archiv f. Rassen- u. Gesell.-Biol. 5. Heft. pp. 553—752.
Morgan, T. H., 1910a: Sex-limited inheritance in Drosophila. Science N. S. **32**: 120—122.
— 1910b: The method of inheritance of two sex-limited characters in the same animal. Proc. Soc. Exper. Biol. Med. **8**: 17—19.
— 1911a: The application of the conception of pure lines to sex-limited inheritance and to sexual dimorphism. Amer. Nat. **45**: 65—78.
— 1911b: A dominant sex-limited character. Proc. Soc. Exper. Biol. Med. **9**: 14—15.
— 1911c: An attempt to analyze the constitution of the chromosomes on the basis of sex-limited inheritance in Drosophila. Jour. Exper. Zool. **11**: 365—412.
— 1912a: A modification of the sex ratio, and of other ratios, in Drosophila through linkage. Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererb. **7**: 323—345.
— 1912b: Heredity of body color in Drosophila. Jour. Exper. Zool. **13**: 27—44.
— 1912c: The explanation of a new sex ratio in Drosophila. Science N. S. **36**: 718—720.
— 1913a: Factors and unit characters in Mendelian heredity. Amer. Nat. **47**: 5—16.
— 1913b: Simplicity versus adequacy in Mendelian formulae. Amer. Nat. **47**: 372—374.
— 1913c: Heredity and sex. pp. 282. New York: Columbia University Press.
Morgan, T. H., and Cattell, E., 1912: Data for the study of sex-linked inheritance in Drosophila. Jour. Exper. Zool. **13**: 79—101.
— — 1913: Additional data for the study of sex-linked inheritance in Drosophila. Jour. Exper. Zool. **14**: 33—42.
Morgan, T. H., and Goodale, H. D., 1912: Sex-linked inheritance in poultry. Annals N. Y. Acad. Sci. **22**: 113—133.

Morgan, T. H., and Lynch, C. J., 1912: The linkage of two factors in Drosophila that are not sex-linked. Biol. Bull. **23**: 174—182.

Pearl, R., 1912: The Mendelian inheritance of fecundity in the domestic fowl. Amer. Nat. **46**: 697—711.

Pearl, R., and Surface, F. M., 1910a: On the inheritance of the barred color pattern in poultry. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen **30**: 45—61.

— — 1910b: Further data regarding the sex-limited inheritance of the barred color pattern in poultry. Science N. S. **32**: 870—874.

Pinney, E., 1911: A study of the chromosomes of *Hipponoe esculenta* and *Moira atropos*. Biol. Bull. **21**: 168—186.

Punnett, R. C., and Bateson, W., 1908: The heredity of sex. Science N. S. **27**: 785—787.

Schleip, W., 1912: Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. **3**: 165—328.

Shull, G. H., 1909: The "presence and absence" hypothesis. Amer. Nat **43**: 410—419.

— 1910a: Color inheritance in *Lychnis dioica* L. Amer. Nat. **44**: 83—91.

— 1910b: Inheritance of sex in Lychnis. Bot. Gaz. **49**: 110—125.

— 1911: Reversible sex-mutants in *Lychnis dioica*. Bot. Gaz. **52**: 329—368.

1912: Hermaphrodite females in *Lychnis dioica*. Science N. S. **36**: 282—283.

Smith, G., 1906: Rhizocephala. Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Monograph **29**. pp. 123, pls. 8. See p. 89.

— 1910: Studies in the experimental analysis of sex. Quarterly Jour. Microscop. Sci. N. S. **54**: 577—604.

Spillman, W. J., 1908: Spurious allelomorphism: Results of some recent investigations. Amer. Nat. **42**: 610—615.

— 1911: Notes on heredity. Amer. Nat. **45**: 507—512.

Stevens, N. M., 1911a: Further studies on heterochromosomes in mosquitoes. Biol. Bull. **20**: 109—120.

— 1911b: Heterochromosomes in the guinea-pig. Biol. Bull. **21**: 155—167.

Strasburger, E., 1900: Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl. **20**: 657—665, 689—698, 721—731, 753—785.

— 1910: Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot. **48**: 427—520.

Strong, R. M., 1912a: Another view of sex-limited inheritance. Science N. S. **36**: 443—445.

— 1912b: Results of hybridizing ring-doves, including sex-linked inheritance. Biol. Bull. **23**: 293—320.

Sturtevant, A. H., 1912a: An experiment dealing with sex-linkage in fowls. Jour. Exper. Zool. **12**: 499—518.

— 1912b: Federley's breeding experiments with the moth Pygaera. Amer. Nat. **46**: 565—568.

1913: The linear arrangement of six sex-linked factors in Drosophila, as shown by their mode of association. Jour. Exper. Zool. **14**: 43—59.

Vries, H. de, 1903: Die Mutationstheorie II. Elementare Bastardlehre. pp. XIV + 752. Leipzig: Veit & Co.

Wilson, E. B., 1909: Recent researches on the determination and heredity of sex. Science N. S. **29**: 53—70.

— 1910: The chromosomes in relation to the determination of sex. Sci. Prog. pp. 570—592.

The Mode of Inheritance of Semi-Sterility in the Offspring of Certain Hybrid Plants.

By **John Belling,**
Florida Agricultural Experiment Station.

(Eingegangen am 14. Februar 1914.)

The problem of complete or partial sterility in plant crosses is a complex one, including, inter alia, incompatibility, self-sterility, sterility due to environment, sterility due to genetic factors affecting the zygote, abortion of microspore or megaspore mother-cells ("gonotokonts" of Lotsy), and abortion of a fraction of the young pollen-grains and embryo-sacs. It is this last kind of partial sterility which is the subject of this paper. [A similar partial abortion of gametes occurs in the animal kingdom in the male progeny of a Cavia species cross investigated in a remarkably thorough manner by DETLEFSEN (4)]. In some cases the fraction of pollen-grains and embryo-sacs which are normal approximates one-half; in others, it is a smaller amount. The incidence of this partial sterility is mainly subsequent to the formation of tetrads.

There is a considerable amount of evidence as to the abortion of a fraction of the pollen-grains and embryo-sacs in hybrids and other plants. (Most of the following investigators have given excellent accounts of the behavior of the chromosomes and cytoplasm, but we are only specially concerned here with the fate of the tetrads.)

JUEL (9), in a hybrid lilac *(Syringa chinensis)* which had nearly all its pollen-grains abortive, found that most of the abortion took place after the formation of tetrads. TISCHLER (16), investigating this same hybrid, found abortive embryo-sacs with only a small cavity, or with none. TISCHLER also determined in a hybrid currant *(Ribes intermedium)*, which, JANCZEWSKI stated, had only one-eighth (10—15 per cent) of its pollen-grains good, that the formation of pollen tetrads was normal (17). Again, TISCHLER (16, 17) found in another hybrid currant *(Ribes gor-*

donianum) that tetrad formation was nearly normal; but that the pollen-grains subsequently shrunk and died, while the embryo-sacs were mostly aborted in an early stage, only one perfect embryo-sac having been seen.

Rosenberg (13, 14), in his well-known investigations of the cytology of an apparently sterile hybrid sundew *(Drosera longifolia obovata)*, found that the young pollen-grains mostly lost their contents, while the embryo-sacs usually did not develop beyond the binucleate stage; but some typical embryo-sacs were formed, and one embryo resulted from back-crossing. Tischler (18) investigating the apparently sterile hybrids resulting from one of Correns' famous Bryonia species crosses, found that tetrads were formed, but that the pollen-grains mostly aborted, as did also the embryo-sacs. A few pollen-grains seemed normal, but no perfect embryo-sac was found among those examined.

Geerts (5), in a masterly study of the cytology of the notorious *Oenothera lamarckiana* of De Vries, determined that one-half of the pollen-grains, two from each tetrad, aborted, leaving only the cell-wall; and that one-half of the embryo-sacs aborted in the tetrads, the rest being normal. He counted, in sections of ovaries, 111 normal embryo-sacs to 123 aborted tetrads. Most of the species of Onagra and Euoenothera were found by him to have 50 per cent. of aborted pollen-grains, and 20 or 50 per cent of sterile ovules. Other related plants showed similar conditions. Though these Oenotheras cannot be considered hybrids, yet their behavior in crosses is unique.

Osawa (10) found in the Unshu (Satsuma) orange, that tetrads were usually formed, but that all except a few of the pollen-grains aborted. Most of the megaspore tetrads also aborted, but a few normal embryo-sacs were formed, which could be fertilized with pollen from other varieties of orange. This orange is not known to be a hybrid.

The hybrids resulting from crosses between *Nicotiana tabacum* and *N. sylvestris* have been reported by several investigators to be quite sterile. But Bellair stated at the genetic conference in Paris in 1911 that he had obtained progeny from them, and Goodspeed has made a thorough investigation (6), which shows that a small percentage of viable seeds is formed when certain varieties of *N. tabacum* are used in the cross.

It is then evident that the partial sterility of some species hybrids is due to the partial abortion of pollen-grains and embryo-sacs. The question now is, how this partial sterility is inherited in the following generations. Jesenko (7) made many pollinations of wheat by rye, and obtained one hybrid plant with pollen-

grains mostly shrunken and anthers which did not dehisce. After many artificial pollinations, one descendant of this plant was raised. This was fertile, and had full pollen-grains and dehiscing anthers. JESENKO subsequently repeated the pollinations on a larger scale, and obtained several first-generation hybrids; but all attempts to fertilize these inter se failed, though a few successful back-crosses were made with wheat pollen. He now (8, p. 316) regards the second-generation plant above-mentioned as the product of such a back cross. SUTTON (15) crossed a wild pea from Palestine *(Pisum humile)* with many varieties and species of cultivated Pisum. In the few crosses which set seeds, the hybrids were usually quite or partially sterile. The few second-generation plants obtained from these hybrids were however fertile. This was confirmed by BATESON (1). Other undoubted cases are known of some of the progeny of nearly sterile hybrids being fertile.

But if among the descendants of a partially sterile hybrid there are some quite fertile plants, in what proportion are these? This can, sometimes at least, be ascertained by raising several hundred plants in the second filial generation, and determining the abortion of pollen-grains and embryo-sacs with the microscope, or by counting the seeds and the aborted ovules in the seedvessels.

The Parent Plants.

The results to be described form a part of an investigation into the improvement of certain Florida forage crops by crossing, which has been in progress for four years. The four parent plants are grown for forage on a large scale in Florida. The first-named plant, in my opinion, belongs to a different species from the other three, whatever limitation of species we accept.

The Florida Velvet "bean" (*Stizolobium deeringianum* Bort) of unknown origin (3), is a large ornamental tropical twiner, which has been found to be an excellent cattle food. Many thousand acres of it are grown in Florida and other Southern States. It forms very long vines if it has the chance to climb up a tree or a tall pole. I have seen it twine up a string to the top of the Experiment Station building, about forty feet high. When grown on eight-foot poles and prevented from running on the ground, it branches profusely, and forms many racemes of violet-purple flowers and hundreds of pods. The pods (Fig. 1) are about $6^1/_2$ cm. long, and are covered with a soft brownish-black "velvet", or wool, of flat and twisted hairs. The seeds (Fig. 1) have a definite pattern of dark mottling or streaking.

The Lyon "bean" *(Stizolobium niveum* (Roxburgh) Kuntze) is grown in the Philippines and elsewhere in South Asia (12). It resembles the Velvet bean in habit and size. It differs obviously in the wrinkled leaves, the long racemes of white flowers, the stout pods (Fig. 2) about $9^1/_2$ cm. long and covered with a very fine down, and the white seeds (Fig. 2). It differs genetically from the Velvet bean in probably more than twenty factors (2).

The Yokohama "bean" *(Stizolobium hassjoo* Piper and Tracy*)* is a dwarf in comparison with the two preceding plants. It will barely twine to the top of an eight-foot pole. It is cultivated in the north

Fig. 1. Pod of Velvet bean. Natural size.

island of Japan (12). It is about two months earlier than the Velvet bean. Its pods (Fig. 3) are about $10^1/_2$ cm. long, with very stout hulls covered with a coarse weak pubescence, and rather small whitish seeds (Fig. 3). It has violet-purple flowers and rather leathery leaves. It differs genetically from the Velvet bean in many of the same factors as does the Lyon bean.

The China or Chinese "bean" *(Stizolobium niveum* var.?) from Tehwa, China, is at present regarded as a variety of the Lyon bean. It differs obviously in leaves, pods (Fig. 4), seeds, and time of flowering. Since only the first generation of the cross between this plant and the Velvet has been grown, the genetic differences are not yet ascertained.

In the crosses which were investigated at the Experiment Station, the Velvet bean was always made one of the parents, because of certain

good characters it alone possesses. The Velvet bean was crossed by Lyon pollen by R. Y. Winters, now of the North Carolina Experiment Station, in 1908. I crossed the Lyon by the Velvet in 1910, the Velvet by the Yokohama in 1911, and the Velvet by the China in 1912. Every year the successive generations of these four crosses have been raised on a large scale. The plants have to be grown eight feet apart, so that mingling of the vines can be prevented, and a thousand plants require nearly two acres. Useful early forage plants have been raised from among the segregates of the first cross.

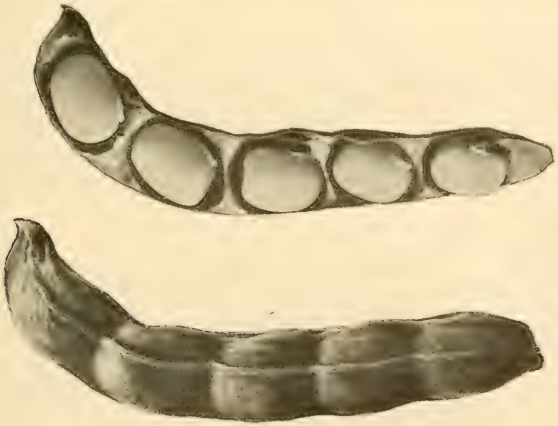


Fig. 2. Pod of Lyon bean. Natural size.

(Many species and varieties of Stizolobium have been crossed by Oliver in the greenhouse at Washington, D. C., and by Piper and Tracy at Biloxi, Mississippi.)

In our breeding work the precautions necessary for scientific pedigree cultures were of course followed. Some of these precautions have been enumerated by BAUR and by EAST. In our large plantings, a copper label with the pedigree number went with every seed planted, and all the notes made during the growing season referred to this label which went into the sack when the crop was reaped.

The countings and calculations in this paper have been done twice, from the original detailed records. The state of the pollen in each flower examined was separately recorded, as was that of every seed or

ovule in a pod. Thus the record for a single pod might read: SOOSSOO. This means that, counting from the distal end of the pod or ovary, there were: first, a good seed; second, an aborted ovule; third, a dead seed; fourth, a good seed; fifth, an aborted ovule; and sixth, another aborted ovule.

The four parent plants are, to all appearance, constant. No cases of vicinism, segregation, or mutation have been observed, except an "ever-sporting" loss of color in the seeds of certain lines of Velvet bean.

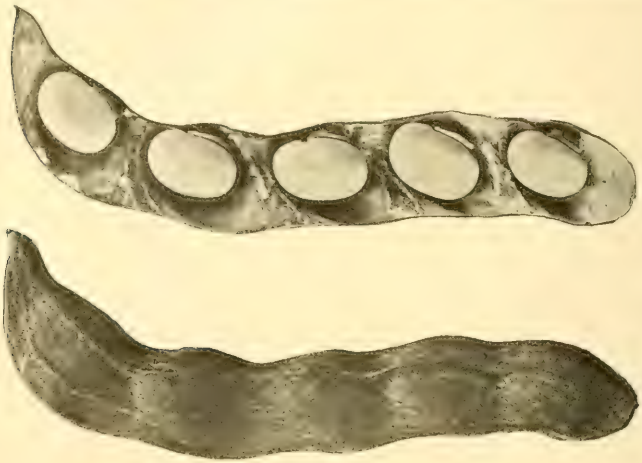


Fig. 3. Pod of Yokohama bean. Natural size.

This is inherited, and is probably a mutation by loss. I have grown many pedigree lines of Velvet and Lyon beans, and have found no other variation than the above. I have not seen any insect opening the keel of any Stizolobium in Florida.

In the cross of the Velvet by Lyon in 1908, there was, I understand, one individual parent Velvet plant; but I do not know whether the pollen came from one or more than one Lyon plant. The parent on one side of the cross of Lyon by Velvet in 1910 was one Lyon plant belonging to a pedigreed line, the ancestor of which was doubtless one of the plants that supplied pollen for the cross of 1908. The pollen came from the farm crop of Velvet beans, since no flowers could be removed from the pedigreed lines of Velvet beans, which were under

biometrical investigation. The egg parents of the cross of Velvet by Yokohama in 1911 belonged to the line of Velvet beans pedigreed since 1908. The pollen parents belonged to a farm crop of Yokohama, since the pedigreed lines of Yokohama, though planted late, had finished flowering. In the cross of Velvet by China in 1912, the one parent Velvet plant belonged to the above-mentioned pedigreed line, while the pollen came from more than one plant of a pedigreed line of China bean. All the China bean plants at the Station, and presumably all in Florida, came however from a single seed.

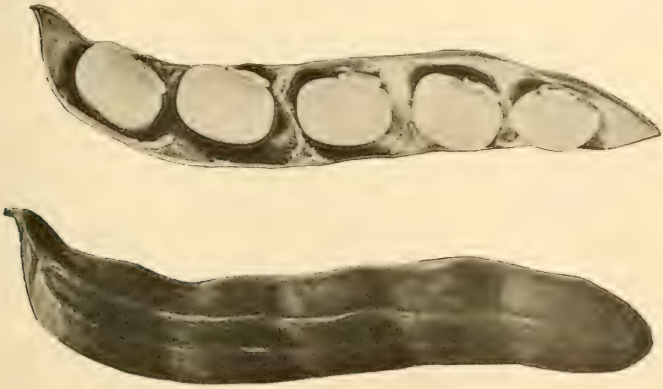


Fig. 4. Pod of China bean. Natural size.

In the second generation of the Velvet-Lyon cross, the progenies of the different first-generation plants were kept separate. No differences were found between them. In the second generation of the Lyon-Velvet cross, the plan of experiment (see Report of the Florida Station for 1912) did not permit of this. All the seeds which were sown in 1913 of the Velvet-Yokohama cross came from one first-generation plant.

The selection of pedigreed lines of these four parent plants for crossing is in a measure supererogatory, since, with the one exception noted above, I have as yet found no genetic differences within the populations. On this is based the abbreviation used in pedigrees. V stands for a Velvet bean parent, L for a Lyon, Y for a Yokohama, and C for a China. The first-generation hybrids are represented by VL, LV, VY, and VC, respectively, the pollen parent being last. If

any particular plant of this generation is to be designated, its number is written without a break, as, VY7. A hyphen (-) separates successive generations: thus, VL-515 is number 515 of the second filial generation of the cross of Velvet by Lyon pollen. VL-515-27 is the twenty-seventh plant of the third generation of the same family. VL-515-27-38-n is the farm crop of this line in the fifth generation, selected to constancy for all important agricultural features.

Fertility of Parent Plants.

Pollen-grains of Parent Plants.

The pollen of the Stizolobiums is easily examined. It is held in the closed cartilaginous tip of the keel. This tip does not normally open. Pollen-tubes grow into the viscid stigma from the grains which become embedded in it. The flowers, in Florida, are functionally cleistogamic, like the Pisum of our kitchen-gardens. When the apex of the keel is split open on a glass slide, a mass of pollen extrudes, which can then be examined under a cover-glass in absolute alcohol. After heavy rain, moisture may have caused some of the grains in some flowers to burst: but these are easily distinguished from the smaller naturally-empty grains.

Pollen of the Velvet bean has many times been examined by the microscope, and uniformly found to be good, even late in the season. For example, on October 9, 1912, two flowers were examined. In one, several fields of the microscope showed 360 sound grains and 17 more or less empty grains. In the other flower also almost all the grains were normal. On October 14, 1913, thirty-six flowers were examined, and, except a few occasional empty grains, all pollen was good. Since the Velvet bean begins to flower early in September, these were quite late flowers. These flowers were taken from the pedigreed line used in crossing.

Pollen of the Lyon bean has always been found to be good, even late in the flowering season. A flower was examined on October 9, 1912, and the pollen found to be nearly free from empty or partially empty grains. Pollen of 22 flowers was examined on October 14, 1913, and found to be uniformly good. These flowers were taken from the pedigreed line of Lyon used in crossing.

Pollen of the Yokohama bean has often been examined. The anthers are liable to some, probably physiological, disease, which blackens them. Moisture seems to enter the flowers of this plant rather readily. (Some-

times in such unhealthy anthers a few giant pollen-grains are found, and this has also occasionally been seen in unhealthy anthers of the China bean.) But the pollen in healthy anthers is as good as that of the Velvet bean, and the same plants that have some flowers with bad pollen have others with good pollen. On October 9, 1912, two flowers were examined. One had 342 good to 50 more or less abnormal or empty grains in several fields of the microscope, and the other showed 150 good to 9 more or less empty. On August 12, 1913, two flowers from each of 22 plants grown in the field were examined. The flowers of 18 plants had good pollen; those from 4 plants were more or less diseased with discolored anthers, and their pollen was more or less abnormal. On August 15, 1913, pollen from flowers of 4 plants on poles was found good. On September 1, 1913, the pollen from one plant was found to be good.

Pollen of the China bean is usually good; but, on October 9, 1912, the last two flowers were examined from a row of China bean plants heavily laden with pods. In one flower, 300 good grains were counted to 114 more or less empty; and, in the other flower, about as many grains were more or less empty. Such a large proportion of empty grains has never been seen again. On August 15, 1913, flowers of 3 plants were examined, two of which had good pollen, and the other more or less of unhealthy grains. On August 23, 1913, of 9 flowers examined, 6 had good pollen, and 3 were more or less unhealthy. On September 1, 1913, the flowers of 5 plants were examined, and had all good pollen. The bad state of the pollen in certain flowers of the China bean is accidental, for other flowers on the same plant may have normal pollen. The China flowers, like those of the Yokohama, are more affected by the damp of the Florida rainy season than are the flowers of the Velvet and Lyon which blossom later.

To sum up: Pollen from healthy flowers of the Velvet, Lyon, Yokohama, and China plants contains nearly 100 per cent of good grains.

Ovules of Parent Plants.

Abortion of embryo-sacs before fertilization is of course a different thing from the non-development of ovules with perfect embryo-sacs, whether this non-development results from lack of fertilization or some other cause. This parallels to a certain extent the difference between "fecundity" and "fertility" recognized in animals by PEARL (11). Eight young ovaries from flowers of the Velvet bean (pedigreed line) were cut,

after infiltration with paraffin, into sections, 14 microns thick. Every one of the ovules (42 in all) had a complete embryo-sac nearly filling the nucellus (Fig. 5). Over 40 pollen-grains were found embedded in the glutinous stigma of a Velvet-bean flower, and it may be supposed that pollination is always in excess. But, doubtless from accidental physiological causes, not every ovule of the Velvet bean produces a mature seed. There are some ovules in some pods of every Velvet bean plant I have examined which do not form seeds, but dry up, and are seen in the ripe pods as black specks less than one millimeter across. A Velvet bean plant, taken at random from a pedigreed row grown on poles in 1912, gave the following data from the dry pods.

Pedigree No.	Pods	Seeds (viable or dead)	Aborted ovules	Percentage of ovules aborted
V-174-41	427	2126	272	12

The plant had 208 pods with no aborted ovules. It had 13 per cent of aborted ovules in the distal halves of its pods, that is, in the first three seed-places. It is probably more accurate to reckon with the distal halves than with the whole pods, because this method disregards the sometimes extensive abortion of basal ovules in certain, presumably starved, pods. Considering the large number of pods borne by one plant, and that the plants, in Florida, rarely escape an attack of caterpillars in September, I regard the small percentage of undeveloped ovules as physiological, not genetic.

The Lyon bean resembles the Velvet bean in physiological abortion of ovules. A Lyon bean plant, taken at random out of a row grown on poles in 1912, gave:

Pedigree No.	Pods	Seeds	Aborted ovules	Percentage of ovules aborted
L-154-31	446	1912	483	20

The plant had 165 pods with no aborted ovules. (I have found Velvet bean plants with probably as high a percentage of aborted ovules; but in these records the dead seeds were purposely reckoned with the aborted ovules, and I cannot give the percentage of the latter.) This Lyon bean plant had only 13 per cent of aborted ovules in the distal halves of its pods. It belonged to the parent line of the two crosses.

The Yokohama bean has about the same percentage of good seeds as the Velvet and Lyon. I made several counts of the percentages of good seeds, but only reckoned the aborted ovules in one plant out of a row grown on poles in 1913.

Pedigree No.	Pods	Seeds	Aborted ovules	Percentage of ovules aborted
Y 5-12	78	387	82	17

The number of pods with no aborted ovules was 32. The distal halves of the pods gave only 9 per cent of aborted ovules.

The China bean drops more of its early flowers than the other three plants. One plant, taken at random out of a row grown on poles in 1912, gave:

Pedigree No.	Pods	Seeds	Aborted ovules	Percentage of ovules aborted
C 10	184	846	259	23

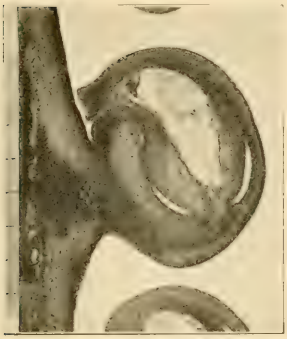


Fig. 5. Photograph of section of ovary from a flower of the Velvet bean, showing an ovule in median section. Micrometer scale in tenths and hundredths of a millimeter also photographed.

Fig. 6. Median section of ovule from flower of China bean.

Most of the aborted ovules in this plant were at the bases of the pods. The distal halves of the pods gave only 6 per cent of ovules aborted. The plant had 51 pods with no aborted ovules.

Five ovaries of China flowers (the last flowers in the field, early in November) were cut into sections 14 microns thick. Four of these ovaries had all their ovules, 23 in number, provided with a complete embryo-sac (Fig. 6). One ovary however contained 5 ovules with quite aborted embryo-sacs, and 1 ovule with a normal embryo-sac. I assume that in these last flowers, which developed during a cool period on a plant covered with ripe pods, there was a physiological abortion of

embryo-sacs in this one ovary, as there was of pollen in the two last China flowers examined in 1912.

To sum up:—In the Velvet, Lyon, Yokohama, and China beans, a few ovules abort, in some pods only. For the distal halves of the pods the number varies near 10 per cent, and is, I consider, due to unfavorable circumstances for those particular pods. From about one third to a half (in number) of the pods are full of seeds, and contain no undeveloped ovules. Sections of ovaries showed that (except in one case) all the ovules had completely-formed embryo-sacs.

Fertility of the Hybrids (F_1).

Pollen of the Hybrids (F_1).

Velvet by Lyon.—There are no records of the pollen being examined in 1908.

Lyon by Velvet.—I examined the pollen with the microscope in 1911, but no counts were made of full and empty grains.

Velvet by Yokohama.—Pollen was examined from 10 flowers from 3 racemes in 1912. From one flower a count of several fields of the microscope showed 415 full grains to more than 314 quite empty and collapsed grains. This is 43 per cent of empty grains. There were no intermediate, half-empty grains. The pollen was examined in a drop of alcohol, and gently spread by moving the cover-glass. Every full grain was certainly counted; but some empty grains were hidden under the full grains, or were swept into masses in which some of them escaped the count. Each of the other 9 flowers had also about half the pollen-grains empty. The large amount of bad grains did not appear to interfere with pollination, as 31 good grains were seen embedded in the stigma of an unopened flower.

Velvet by China.—One of the hybrid plants is shown in Fig. 7. Pollen was examined from flowers of the ten hybrid plants in 1913. In every case about half the pollen consisted of large full grains, and the other half of smaller, collapsed, quite empty shells (Fig. 8). Fig. 9 is a camera drawing (Zeiss' D D, Oc. 2) of the pollen in dilute alcohol, in which the live grains have swollen. Counts, of 69 fields of the microscope, of pollen from several flowers, gave a total of 2135 full to 1813 empty grains, that is, 46 per cent of empty grains. Another set of counts of 40 fields gave 1782 full to 1575 empty grains, that is, 47 per cent of empty grains. These counts were made in alcohol, and the percentage of empty grains is below the true amount, for the

reasons given above. To obtain a more accurate count, a glass slide was coated with albumin, and pollen from several flowers thinly spread over it with the end of the finger. This slide was covered with a large cover-glass, and absolute alcohol gently put in. In due time this was replaced by clove oil saturated with Orange G, and the specimen kept at 50° C for several days, after which xylol and xylol balsam

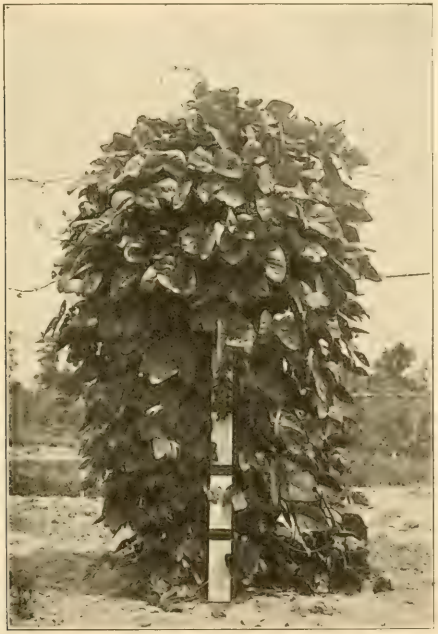


Fig. 7. A plant of the first generation of the Velvet by China cross, in flower. Scale in feet.

were put in. The plant physiologist of this Station, B. F. Floyd, made counts of these grains. His totals, for 60 fields, were 1016 full to 1097 empty grains, which is 52 per cent of empty grains. The pollen from 103 flowers has been examined with the microscope, at different stages in the flowering period of the plants, from the first to the last flowers, with the same result. The dry full grains, observed

in absolute alcohol before swelling, as they do with a trace of moisture, are oblong and three-grooved, and measure 90 by 60 microns. The empty grains are usually three-winged, and, as sections show, have their walls so collapsed that the cell-cavity is obliterated. They measure about 68 by 42 microns. The two kinds of pollen-grains appear uniformly mixed in the anthers. In sections of young flower-buds at a

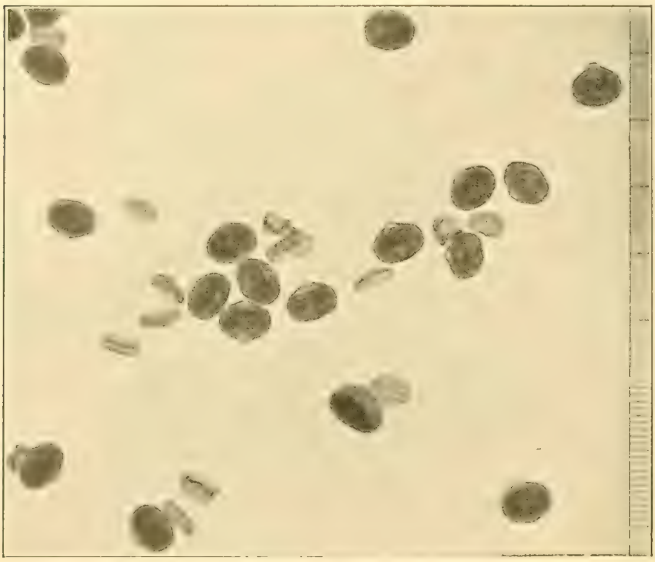


Fig. 8. Photograph of pollen-grains of the Velvet by China first-generation hybrid. Scale in tenths and hundredths of a millimeter. (From a balsam preparation.)

certain stage, all the pollen-grains have a cytoplasmic sac enclosing a large vacuole.

A mature microspore, or pollen-grain, is unquestionably a multicellular individual plant of the haploid generation. If we were to restrict the term pollen-grain to the mature stage, we might say that in these hybrids half the microspores perish before they become pollen-grains. The premature death of a definite fraction of a diploid generation has been unreservedly, and doubtless rightly, ascribed in the

well-known studies of BAUR, NILSSON-EHLE and EMERSON, to a segregation of genetic factors affecting the zygotes. And these studies were made on well-cared-for plants, with a minimum of the competitive struggle for life. I have found that certain segregates of my crosses do not survive a struggle with crowding sorghum (Florida Report for 1912). The competitive struggle for life between developing microspores in an anther must be somewhat severe, judging by the way in

Fig. 9. Camera drawing of pollen from the Velvet by China F_1 hybrid. Scale in hundredths of a millimeter.

which the abortive grains are stripped of apparently every particle of their organic contents. I therefore assume that segregable genetic factors affect the ontogeny of the haploid generation also. Then, in these hybrids, there is a segregation of microspores into viable and non-viable under the environment of the anther loculus; and we have here visibly the segregation among pollen-grains which MENDEL stated as a hypothesis. The two simplest haploid segregations are, of course, 1 : 1 for one factor, and 1 : 1 : 1 : 1 for two factors.

To sum up:—Fifty per cent of the pollen-grains of the hybrids (F_1) lose their living contents while in the vacuolated stage. The other

50 per cent become full of cytoplasm. The microspores of the hybrids segregate into viable and non-viable, in the simple ratio, for the haploid generation, of 1 : 1.

Ovules of the hybrids (F_1).

Velvet by Lyon.—The dry pods of the 7 hybrid plants commonly showed one or more constrictions where ovules had aborted. There were few pods with as many as 5 or 6 ripe seeds. In this the hybrids differed conspicuously from their parents. One raceme, taken at random, was counted. It bore 9 pods, which contained 26 seeds and 26 aborted

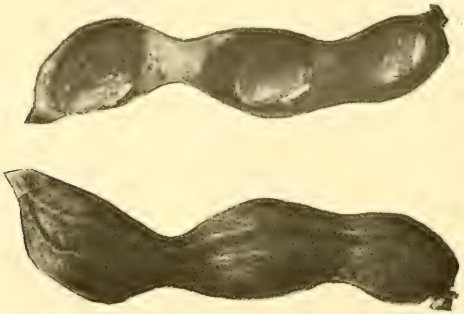


Fig. 10. Selected pod of the first generation of the Lyon by Velvet cross. Natural size.

ovules (under one millimeter in diameter), giving 50 for the percentage of ovules aborted.

Lyon by Velvet.—The pods of the 6 hybrid plants (Fig. 10) resembled those of the reciprocal cross. One raceme, taken at random, was counted. There were 13 pods, with 48 seeds and 32 aborted ovules; thus 40 per cent of the ovules were aborted.

Velvet by Yokohama.—The pods of the 11 hybrid plants (Fig. 11) resembled those of the above crosses. The aborted ovules were counted in one plant, and in a random part of the crop of another plant.

Pedigree No.	Pods	Seeds	Aborted ovules	Percentage of ovules aborted
VY 7	306	1022	857	46
VY 4 (part)	92	308	255	45

The first plant had only 3 pods, and the second plant only 1 pod, with no aborted ovules. This is only 1 per cent of full pods. In the second plant the aborted ovules were reckoned for the distal halves of the pods. There were 41 per cent of the ovules aborted in the first three seed-places.

The abortion of nearly half the ovules in the ripe pods does not entail a quite corresponding decrease in the number of good seeds, as is shown by the following table. By "good" seeds is meant those seeds which appeared viable.

Fig. 11. Selected pod of the first generation of the Velvet by Yokohama cross. Natural size.

Pedigree No.	Pods	Good Seeds	Average number of good seeds to one pod	
V-174-9	305	1344	4·4	Average of Velvet
V-174-17	103	418	4·1	4·2
Y 9	49	181	3·7	Average of Yokohama
Y 5	27	113	4·2	4·1
Y 6	40	186	4·7	
VY 8	197	724	3·7	
VY 3	278	1015	3·7	Average of Hybrid
VY 5	245	846	3·5	3·5
VY 1	166	553	3·3	
VY 11	299	976	3·3	

(The Yokohamas were grown in 1911, the other plants in 1912.)

If this abortion of ovules is due to the random abortion of 50 per cent of the embryo-sacs in the flowers, then those young ovaries with all their embryo-sacs aborted (which comprise theoretically between $^1/_{32}$ and $^1/_{64}$ of the total ovaries), and probably also some of those with many embryo-sacs aborted, will fall in the flower stage, or as small pods. This would of course lower the percentage of aborted ovules in the ripe pods below the theoretical 50. Now there is abundant opportunity for the dropping of such ovaries or pods. The average number of flowers on the largest racemes of 38 plants of Velvet bean grown

Fig. 12. Selected pod of the first generation of the Velvet by China cross. Natural size.

on poles in 1912, was 30·0. The average number of ripe pods on the largest racemes of the same plants was only 14·1. The average number of flowers on the largest racemes of the 11 F_1 plants of the Velvet-Yokohama cross (grown alongside the Velvet plants) was 33·0. The average number of ripe pods on these racemes was 14·3. Thus only 47 per cent of the Velvet-bean flowers produced ripe pods, and only 43 per cent of the hybrid flowers. A similar loss of a large proportion of the flowers or young pods occurs in the Lyon, Yokohama, and China beans, and in most of the segregates from the crosses, under the conditions in which they are grown here.

If ten per cent or so of the Velvet and Yokohama ovules abort from lack of food or crowding, and few of the hybrid ovules abort from this reason, but 50 per cent of them abort in the bud, we can see why the average number of good seeds in the hybrid should be more than half of that of the Velvet bean. The average total number of ovules per pod of one Velvet plant was 5·6, that of the one Yokohama plant in which they were counted was 6·0, and those of two F_1 hybrid plants were 6·2 and 6·1, respectively. Hence the plants start with approximately equal numbers of ovules per pod. The average number of seeds, good and bad, in one Velvet plant was 5·0, in one Yokohama plant

Fig. 13. Median section of fertile ovule from a flower of the first generation of the Velvet by China cross.

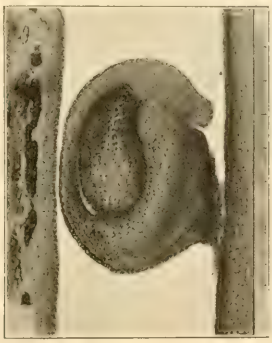


Fig. 14. Slightly oblique section of sterile ovule from the same ovary as the fertile ovule shown in Fig. 13.

5·0, and in two VY hybrids 3·3 and 3·3. On the hypothesis that 50 per cent of the embryo-sacs abort in the hybrid, we should expect a number between 2·5 and 3·1 for its average number of seeds, unless some ovaries with many aborted embryo-sacs drop when young, which doubtless happens.

Velvet by China.—The pods of the 10 hybrid plants (Fig. 12) resembled those of the first generations of the other three crosses. Microtome sections of the young ovaries of 18 flowers from one raceme showed that, of the 99 ovules, 50 had complete embryo-sacs nearly filling the nucellus (Fig. 13); while 49 ovules, though full-sized, had either quite aborted embryo-sacs, the nucellus being a uniformly cellular mass (Fig. 14), in which, however, the remains of the aborted megaspore

could usually be distinguished, or had only a minute cavity to represent the embryo-sac (Fig. 15). The perfect embryo-sacs measured about 330—420 by 100—140 microns, with well-formed egg-cell, synergidae, and polar nuclei. The cavities of aborted embryo-sacs or megaspores measured about 10—50 by 10—40 microns. (B. F. FLOYD again examined my preparations, and verified my observations as to the numbers of normal and aborted embryo-sacs.) Thus it is certain that 50 per cent of the embryo-sacs abort in the buds. (These flowers were picked in the height of the flowering period, the ovaries cut open at the base, fixed with Carnoy's fluid for 12 hours, embedded in paraffin through xylol, cut into longitudinal sections 14 microns thick, and stained with iron-alum haematoxylin and Orange G in clove oil.)

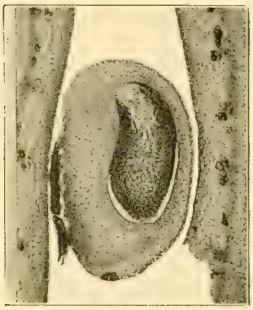


Fig. 15. Somewhat oblique section of another sterile ovule from a flower of the first generation of the Velvet by China cross. Showing a small cavity at the apex of the nucellus.

The distribution of the perfect embryo-sacs (E), and the aborted embryo-sacs (O), in the 18 ovaries, is as follows (see also Fig. 16, which is constructed from the serial sections).

(1) E — E — E — E — O
(2) E — E — E — E — O — O
(3) E — E — O — O — E
(4) E — O — O — O — E
(5) E — E — E — O — O — O
(6) O — E — O — E — E
(7) E — O — E — O — O — E
(8) E — E — E — E — O — O
(9) O — O — O — O — O
(10) E — O — O — E — E — E
(11) E — O — O — O — E — E
(12) E — O — E — O — O
(13) E — O — O — O — E
(14) O — E — E — E — E — O
(15) O — E — E — O — O — O
(16) O — E — E — O — O — E
(17) E — O — E — O — E
(18) O — O — O — O — E

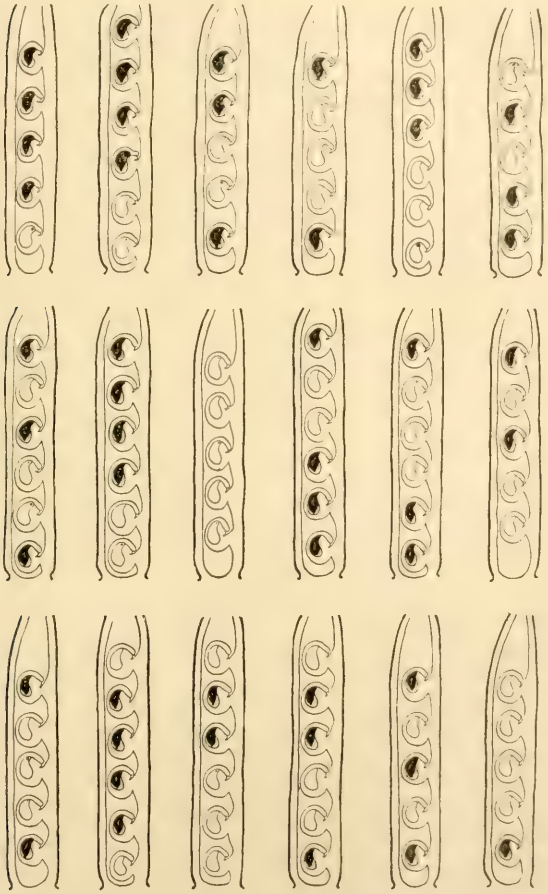


Fig. 16. Diagrams of 18 ovaries from flowers of F_1 of the Velvet by China cross. Embryo-sacs in solid black. (These ovaries were 5—7 mm. long.)

If we consider only the first five ovules in the ovaries, we should have, I think, on the average, with a random distribution of abortion and non-abortion of embryo-sacs, out of 32 ovaries:

1 ovary with 5 aborted embryo-sacs;
5 ovaries with 4 aborted embryo-sacs;
10 ovaries with 3 aborted embryo-sacs;
10 ovaries with 2 aborted embryo-sacs;
5 ovaries with 1 aborted embryo-sac; and
1 ovary with 0 aborted embryo-sacs among the first 5 ovules.

Also there should be, on the average, an equal number of aborted embryo-sacs and of perfect embryo-sacs in each position, first, second, third, &c., in the ovaries. For 18 ovaries we have:

Numbers of aborted ovules	Observed numbers of ovaries	Calculated numbers of ovaries
5	1	0·6
4	1	2·8
3	7	5·6
2	5	5·6
1	4	2·8
0	0	0·6

The results of observation agree fairly with the calculated numbers. There are 9 ovaries above, and 9 below the mean.

The numbers of perfect and of aborted embryo-sacs for each position in the 18 ovaries are:

	1	2	3	4	5	6	Totals
Perfect embryo-sacs . . .	12	9	10	6	9	4	50
Aborted embryo-sacs . .	6	9	8	12	9	5	49

The balance is even. Hence it seems that there is a random distribution of abortion of embryo-sacs: and such random distribution corresponds to the distribution of Mendelian factors among the megaspores, but to no other cause known to me.

Fresh pods were opened from 8 plants, and the seeds and abortive ovules counted on the following dates.

Date	Pods	Seeds	Abortive ovules
August 25, 1913	7	27	15
September 1, 1913 . . .	6	25	11
September 10, 1913 . . .	12	41	31
September 26, 1913 . . .	25	79	71
Totals	50	172	128

On the whole, 43 per cent of ovules were aborted: and 41 per cent were aborted in the distal halves of the pods. More flowers and young pods

were observed to fall from the early bunches than from those blooming later. This accounts for the increasing proportion of aborted ovules in the later pods.

If, to compare with the sections of ovaries, we reckon the aborted ovules in the first five seed-places of these 50 pods, we have:

Numbers of aborted ovules	Observed numbers of pods	Calculated numbers of pods
5	0	1·6
4	2	7·8
3	12	15·6
2	28	15·6
1	7	7·8
0	1	1·6

It is, I think, obvious that, as compared with the ovaries in the flowers, the numbers of pods with more than 2 aborted ovules have diminished excessively. There are 14 pods above, and 36 below the mean. That this is due to selective dropping of ovaries there is little doubt, although it is not possible to verify it by direct observation, on account of the normal dropping of flowers mentioned above.

The totals were:

	1	2	3	4	5	6	7	Totals
Seeds	34	27	25	30	27	28	1	172
Aborted ovules . .	16	23	25	20	23	20	1	128

This shows a decrease of aborted ovules at the apex and base of the pod.

(If we treat in the same way the 92 pods which were examined from one plant of the Velvet-Yokohama cross, VY 4, we have, for the first five ovules in the pod:

Aborted ovules	Observed pods	Calculated pods
5	0	2·9
4	2	14·4
3	24	28·8
2	50	28·8
1	15	14·4
0	1	2·9

This shows a similar diminution of pods with more than two aborted ovules in the first five positions, and doubtless for the same reason. There are 26 pods above, and 66 below the mean.

The totals of seeds and aborted ovules were:

	1	2	3	4	5	6	7	Totals
Seeds	56	60	47	47	55	39	4	308
Aborted ovules . .	36	32	45	45	37	49	11	255

This also shows a decrease of aborted ovules at the apex of the pod. Hence, possibly, ovaries with genetically aborted embryo-sacs at the apex of the pod are especially liable to drop as flowers.)

About twenty flowers of the Velvet-China hybrid were back-crossed with China pollen. They yielded 5 pods, on 4 different racemes. These had 21 seeds and 10 aborted ovules, that is, 32 per cent of ovules were aborted. In the distal halves of the pods the abortion of ovules was 40 per cent. But 8 pods resulting from flowers of the Velvet bean crossed with China pollen gave only 7 per cent of aborted ovules. This shows that there is no incompatibility between the Velvet and China: and that the pollen of the hybrid, although half abortive, is as effective as that of the China bean.

To sum up:—Fifty per cent of the embryo-sacs of the F_1 hybrids abort, long before maturity. The other 50 per cent are quite normal. In other words, the functional megaspores segregate into equal numbers of viable and non-viable under the conditions of their environment within the ovules.

Fertility of the Second Generation.

Pollen of the Second Generation.

Velvet by Lyon.—The pollen was not examined in 1910.

Lyon by Velvet.—The pollen of only a few plants was examined in 1912, and no records were made.

Velvet by Yokohama.—The pollen of these plants (480 seeds were put in, 8 feet apart) was examined as they came into bloom, at intervals from August to October, 1913. Two or more flowers from different racemes were examined from each plant. If rain had entered these flowers, more were examined. The October flowers were independently examined twice over. The following are the results:

Date	Plants with normal pollen	Plants with half their pollen abortive	Differences
August 7	56	23	−33
August 20	46	40	−6
September 8 . . .	46	63	+17
September 24 . . .	10	26	+16
October 13	22	43	+21
Total plants	180	195	+15

The interesting fact may be noticed that the plants with normal pollen were, on the average, distinctly earlier in every stage of flowering.

Considering the increasing proportion of semi-sterile plants, it may perhaps be questioned whether the plants which had not flowered by October 13 (or which flowered before, but whose flowers were not seen), if included, would have altered the ratio from 1 : 1. There were only 30 of these, 22 with black tomentum (which plants are usually late), and 8 with white pubescence. Omitting all the earlier black plants, and considering only those with white pubescence on buds, leaves, etc., the numbers are 157 plants with normal, and 164 plants with half-aborted pollen. This is evidently the ratio 1 : 1. (The black plants which flowered in time to be examined consisted of 23 with normal, and 31 with half-aborted pollen.)

The plants were grown in rows 320 feet long, with 40 plants in each row, each supported by three four-foot poles. Some seeds did not grow to mature plants. It will be instructive, since only 40 seeds (or less) of each line were sown in the next generation, to compare the results for each row. Thus we may see what variation in the ratio may be expected for the plants from 40 seeds.

	Plants with normal pollen	Plants with half-aborted pollen	Differences
Row 1	11	21	+10
Row 2	18	11	−7
Row 3	15	18	+3
Row 4	16	13	−3
Row 5	12	13	+1
Row 6	21	11	−10
Row 7	13	20	+7
Row 8	15	17	+2
Row 9	14	19	+5
Row 10	17	15	−2
Row 11	10	22	+12
Row 12	18	15	−3
Totals	180	195	+15

Hence it is evident that it cannot be told from one row of only 40 seeds whether the ratio is 1 : 1, or not.

A ratio of 1 : 1 is an uncommon Mendelian ratio in the progeny of a selfed hybrid. But there is, I think, no need to consider this a ratio among zygotes, as are the ordinary Mendelian ratios in the second generation of this and other crosses. For this distinction of fertility and semi-sterility is, I repeat, an affair of the haploid generation, and only affects the diploid generation secondarily. There is no question of dominance or recessiveness, for the character simply does not appear

in the zygote. We usually regard the haploid generation as the bearer of imperceptible factors destined to aid in the appearance of characters in the diploid generation. Then, except for theoretical purposes, the haploid generation is negligible. Now the tables are turned, and we may regard the diploid generation of zygotes as negligible, except as the bearer of imperceptible factors destined to affect the haploid generation, after separation of the pairs, by visible changes among its members. It will be shown hereafter how this ratio of 1 : 1 is readily intelligible in this way.

To sum up:—The pollen-grains of half of the plants of the second generation are half aborted. The other half of the plants have normal pollen-grains.

Ovules of the Second Generation.

Velvet by Lyon.—Many of the plants had abundant gaps in the seed-rows showing aborted ovules, but no count was made of anything but good seeds. With regard to the average number of good seeds in a pod, there were more plants below the average of the Velvet and Lyon than above this. Some of these owed their position to a large number of dead seeds, not of aborted ovules.

Lyon by Velvet.—Of those plants with white pubescence on their shoots, 113 showed many gaps in their dry pods; 116 plants had some gaps; 169 had full pods; and 73 plants bore no pods, or were doubtful, or were accidentally not noted for this character. One hundred and two plants had black tomentum on their shoots, and mostly failed to set pods; while those that did set a fair crop often showed gaps due probably to imperfect pollination, for they often have an abnormally short style. If, omitting the black plants, we add the first two classes, we get 229 plants with some gaps, to 169 with full pods. But a count of seeds and dead ovules showed that some of these 229 belonged to the full-podded class. Hence, I consider that the two divisions were probably approximately equal.

The following table gives a list of plants in which the seeds and aborted ovules were counted. This lot of second-generation plants is not a random sample with respect to semi-sterility, for some regard was paid to shape of pod when selection was made for pod pubescence, earliness, and size of crop. Seeds of several of these plants were sown for the next generation, and in these cases the pods (about twenty) which were opened to obtain seeds are not included in the table. LV-92 was a very early plant; and LV-486 was a heterozygous black

plant throwing velvet. The high percentage of aborted ovules in LV-92 is only partly due to the abstraction of the best pods for seed from its small crop.

Pedigree No.	Pods	Seeds	Aborted ovules	Percentage of ovules aborted	Percentage of ovules aborted in distal half	Percentage of pods with no aborted ovules
			Normal Plants			
LV-199	135	500	238	32	—	16
LV-425	78	420	49	10	—	55
LV-494	73	333	99	23	—	23
LV-27	146	663	176	21	8	27
LV-91	48	244	24	9	2	65
LV-92	34	134	64	32	27	12
LV-114	74	341	90	21	6	28
LV-468	161	885	134	13	10	48
LV-486	114	393	253	(39)	(23)	(11)
LV-527	198	935	171	15	5	46
LV-548	96	467	100	18	4	34
LV-558	78	396	63	14	3	36
			Semi-Sterile Plants			
LV-150	73	252	192	43	—	1
LV-167	298	914	749	45	—	1
LV-236	92	310	197	39	—	1
LV-273	125	418	309	43	—	1
LV-326	53	128	173	57	—	0
LV-364	69	193	188	50	—	0
LV-80	26	90	51	36	37	0
LV-113	85	240	219	48	44	0
LV-279	129	384	351	48	48	0
LV-461	181	618	387	39	32	2

Thus the percentage of aborted ovules seen in the dry pods varies from a minimum of 9 to a maximum of 32 (omitting the black plant LV-486) for the normal plants, and from a minimum of 36 to a maximum of 57 for the semi-sterile plants. So many genetic factors (probably more than twenty) segregate in the second generation of this cross, and affect the nutrition of the plants; and there are so many obvious cases of maladjustment due to factorial combinations which do not suit the environment; that it is to be expected that some fertile plants should show a fairly high percentage of undeveloped ovules. This non-development of ovules usually affects the basal ovules mostly. Thus in the distal halves of the pods, the minimum is 2 and the maxi-

mum is 27 (or 10, if we omit LV-92) per cent of ovules aborted for the normal plants. This does not hold, however, for the semi-sterile plants. The percentage of full pods in the fertile plants varies between 12 and 65: for the semi-sterile plants it is below 3, as required by theory.

Velvet by Yokohama.—Six fresh pods were examined from all plants which bore pods between August 28 and September 17, 1913. The plants of this generation segregated into those with whitish pubescence on their shoots, and those with black tomentum on the shoots and young leaves, in the usual ratio of 13 : 3. The latter plants usually had imperfect pollination (as has been stated to be the case in the Lyon-Velvet cross), and are to be considered separately.

The pollen of this generation having been thoroughly examined, the question arose whether the semi-sterility of the embryo-sacs was always linked with semi-sterility of pollen-grains, or whether the two occasionally segregated apart.

It has been shown that the distal half of the pod affords a more accurate indication of its state as to fertility or semi-sterility than the whole of the pod, because of the frequent non-development of the basal ovules in the fertile plants. Hence only the first three seed-places in each pod are considered here.

Out of the plants with white pubescence whose pods were examined, the 99 plants which had good pollen had, out of the 18 ovules in the distal halves of 6 pods, a number aborted varying from 0 to 6, with an average of 9 per cent. The 70 plants which had semi-sterile pollen had, out of a possible 18, a number of ovules aborted varying from 3 to 12, with an average of 42 per cent.

Number of ovules aborted in the first three seed-places of six pods. (Plants with white pubescence only.)

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Total plants	Average Percentage
Plants with normal pollen	26	28	17	17	1	9	1	—	—	—	—	—	—	99	9
Plants with half-aborted pollen .	—	—	—	2	4	6	7	16	16	6	6	5	2	70	42

Thus the number of undeveloped ovules is increased in the normal plants from a theoretical 0 to an average of 9 per cent for the apical half of the pod, probably by local lack of nutrition; while in the plants

with half the pollen-grains aborted, the number of aborted ovules is decreased from a theoretical 50 per cent to an average of 42 per cent, doubtless by the falling of flowers with many aborted embryo-sacs. Theoretically, if it were not for the falling of such flowers, the semi-sterile plants should give a series for 18 ovules corresponding to the binomial $(1 + 1)^{18}$. The series they do show is remarkably regular, though the mode is 7·5, instead of the theoretical 9.

(Only 9 plants with black tomentum had pods available at the time.

Number of ovules aborted in six pods (first three places).

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Total plants
Normal pollen . .	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	1	—	1	—	4
Semi-aborted pollen	—	—	—	—	1	—	—	—	—	3	—	—	—	1	5

Little can be inferred from so few plants.)

Another difference between the normal and the semi-sterile plants consists in the numbers of pods they bear with no undeveloped ovules in the whole pod. Theoretically the normal plants should have all pods full of seeds; and the semi-sterile plants only 1 full pod out of 31 (for a flower with all ovules aborted drops) if we reckon with five ovules to a pod, and 1 full pod out of 63 if there are six ovules to every pod.

Number of perfect pods out of six.

	0	1	2	3	4	5	6	Total plants	Average percentage
Plants with normal pollen . .	20	15	19	19	13	8	5	99	39
Plants with semi-aborted pollen	65	5	—	—	—	—	—	70	1

The average is 39 per cent for the normal plants, and 1 per cent for the semi-sterile plants. Here we see, what was to be expected, that most plants with normal pollen have fewer than six pods out of six full of seeds, and even that 20 of the plants showed no such pods out of the sample of six, though the average was 1 full out of every 2 or 3 pods. On the other hand, the plants with semi-sterile pollen had in no case more than one full pod out of six pods, with an average of 1 full pod out of 84 pods. (Some ovules doubtless accidentally abort even in the semi-sterile plants where there is usually plenty of room in the pod.) Hence, allowing for zygotic modifications, we may conclude that the plants with fertile pollen have fertile ovules, and that

those with half-aborted pollen have half their ovules aborted. This was confirmed by sections of ovaries from one plant with fertile pollen and from one plant with half-aborted pollen taken at random from the second generation of Velvet by Yokohama.

To sum up:—In the second generation half the plants have sound pollen-grains and good ovules, and the other half of the plants have half their pollen-grains and half their embryo-sacs aborted. We may neglect the diploid generation almost altogether, and say that a haploid generation, half of whose members abort, gives, after conjugation, equal numbers of normal haploid families and half-aborted haploid families.

Fertility of the Third Generation.

Pollen of the Third Generation.

Velvet by Lyon.—This generation was grown on a large scale in competition with sorghum, and the pollen was not examined.

Lyon by Velvet.—Twenty-one families were grown in 1913. Most of these had undergone a stringent selection for pod-pubescence, earliness, size of crop, etc.: but three black plants and one plant with stinging hairs were grown. The following list gives the second generation parents, according as they had fertile or half-aborted ovules.

Pedigree number	Pods	Ovules	Percentage of aborted ovules (first three)	Percentage of full pods
LV-27	—	Fertile	8	27
LV-91	—	Fertile	2	65
LV-92	—	Fertile	27 (early plant)	12
LV-114	—	Fertile	6	28
LV-206	Mostly full	—	—	—
LV-311	Mostly full	—	—	—
LV-436	Mostly full	—	—	—
LV-468	—	Fertile	10	48
LV-475	Mostly full	—	—	—
LV-486	—	Fertile	(23) (black plant)	(11)
LV-527	—	Fertile	5	46
LV-548	—	Fertile	4	34
LV-558	—	Fertile	3	36
LV-570	Mostly full	—	—	—

Pedigree number	Pods	Ovules	Percentage of aborted ovules (first three)	Percentage of full pods
LV-80	—	Half aborted	37	0
LV-113	—	Half aborted	44	0
LV-279	—	Half aborted	48	0
LV-310	Many gaps	—	—	—
LV-392	Many gaps	—	—	—
LV-461	—	Half aborted	32	2
LV-569	Many gaps	—	—	—

Here we have 14 plants which were fertile, and 7 which were semi-sterile. (The seeds and aborted ovules of LV-310, LV-392, and LV-569, were however not counted.)

The following table gives the results of the examination of the pollen of the F_3 progenies.

Pedigree number of parent	Plants with sound pollen	Plants with half aborted pollen	Pollen not seen	Plants too late	Seeds or plants dead	Total seeds sown
			Fertile			
LV-27	22	—	7	8	2	39
LV-91	27	—	1	—	12	40
LV-92	28	—	3	6	3	40
LV-114	14	—	2	2	21	39
LV-206	1	—	1	10	3	15
LV-311	12	—	—	1	3	16
LV-436	7	—	—	—	8	15
LV-468	24	—	3	2	10	39
LV-475	1	—	2	3	4	10
LV-486	35	—	3	2	—	40
LV-527	30	—	1	5	3	39
LV-548	34	—	3	—	3	40
LV-558	19	—	6	11	3	39
LV-570	10	—	3	—	2	15
Total	264	—				
			Semi-sterile			
LV-80	21	16	—	1	2	40
LV-113	13	16	1	—	10	40
LV-279	18	15	—	5	2	40
LV-310	13	11	11	—	4	39
LV-392	7	6	1	—	1	15
LV-461	18	17	2	1	1	39
LV-569	16	21	—	1	2	40
Total	106	102				

Nothing can be learned from LV-206 and LV-475, except that they did not contradict their full pods by producing a plant with semi-sterile pollen. The other parent plants have a sufficient number of progeny.

Thus fourteen plants with fertile ovules (and doubtless fertile pollen, though the pollen was not examined) gave 264 progeny, all with fertile pollen. Seven plants with semi-sterile ovules gave a progeny of 106 plants with sound pollen, and 102 plants with half aborted pollen. This ratio is undoubtedly 1 : 1. (The flowers of five semi-sterile third-generation plants, LV-279-34, 279-36, 569-3, 569-7, and 569-27, showed however a large excess of empty grains.)

To sum up: — In the third generation, fertile second-generation parents give progeny all with sound pollen-grains; and semi-sterile parents give a progeny half of whose members have sound pollen-grains, and half have semi-aborted pollen-grains.

Ovules of the Third Generation.

Velvet by Lyon.—Nothing can be said as to the inheritance of semi-sterility in this generation, since the F_3 crops were mostly small on account of the crowding with sorghum in the elimination test. Three families, from fertile second-generation plants, were grown on poles in 1912, and all their members had fertile ovules.

Lyon by Velvet.—Six fresh pods were examined in 1913 from all available plants of the 21 families, between September 18 and October 11. The families of LV-436 and LV-206 consisted of black plants; and these, together with the many black plants of LV-486, and the few black plants of the other families that bore pods, are kept separate, because of their often imperfect pollination.

Progenies of fertile second-generation plants. — The following table gives the numbers of undeveloped ovules for the progenies of the fertile parents. Only the distal halves of the pods are considered. Two progenies, those of LV-92 and LV-468, have the highest percentages of aborted ovules. Among the parent plants also, LV-92 and LV-468 had the highest percentages of aborted ovules (except the black plant LV-486). This points to the inheritance of some zygotic factor in LV-92 and LV-468 adverse to the nutrition of the ovaries. The segregated plants with white pubescence of the progeny of LV-486 show but little abortion.

Numbers of aborted ovules in six pods of each plant of the progeny of the fertile parents. Plants with white pubescence.

Pedigree Nos. of parents	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total No. of plants	Average percentage of aborted ovules
LV-27	7	10	6	3	2	—	—	—	—	—	28	8
LV-91	7	5	1	2	—	—	—	—	—	—	15	5
LV-92	—	3	3	4	5	2	3	2	—	—	22	21
LV-114	1	3	3	0	1	1	1	1	—	—	11	16
LV-311	2	1	3	0	2	—	—	—	—	—	8	10
LV-468	—	2	4	2	3	3	0	0	1	—	15	19
LV-475	1	—	—	1	1	—	—	—	—	—	3	—
LV-486	1	4	5	1	—	—	—	—	—	—	11	9
LV-527	6	3	2	0	1	0	1	—	—	—	13	7
LV-548	10	3	5	1	—	—	—	—	—	—	19	5
LV-558	8	3	1	2	0	0	0	1	0	1	16	9
LV-570	3	2	1	1	4	—	—	—	—	—	11	12
Total	46	39	34	17	19	6	5	4	1	1	172	11

The average of the whole is 11 per cent of ovules aborted.

Numbers of pods with no aborted ovules in the whole pod. Progenies of fertile parents. Plants with white pubescence.

Pedigree Nos. of parents	0	1	2	3	4	5	6	Total No. of plants	Average percentage of full pods
LV-27	2	8	6	4	5	3	—	28	40
LV-91	1	2	3	4	3	2	—	15	47
LV-92	8	9	2	1	2	—	—	22	18
LV-114	3	5	2	1	—	—	—	11	18
LV-311	—	5	2	0	0	0	1	8	31
LV-468	5	6	4	—	—	—	—	15	16
LV-475	1	0	2	—	—	—	—	3	—
LV-486	1	3	2	2	2	0	1	11	41
LV-527	2	4	3	0	2	1	1	13	37
LV-548	1	5	7	3	2	1	—	19	36
LV-558	3	3	3	2	2	2	1	16	41
LV-570	3	2	4	1	0	1	—	11	27
Total	30	52	40	18	18	10	4	172	32

The average of the whole is 32 per cent of full pods.

If we consider the 8 families in which the aborted ovules of the parents are known, we have the following table, arranged according to the percentage of aborted ovules in the progenies.

Pedigree number	Progeny		Parents	
	P. c. aborted ovules	P. c. full pods	P. c. aborted ovules	P. c. full pods
LV-91	5	47	2	65
LV-548	5	36	4	34
LV-527	7	37	5	46
LV-27	8	40	8	27
LV-558	9	41	3	36
LV-114	16	18	6	28
LV-468	19	16	10	48
LV-92	21	18	27	12

LV-91 heads the list, in both parents and progeny. LV-92, LV-468, and LV-114, are at the bottom of the list, except for the large percentage of full pods of the single parent plant of the family LV-468. Hence it is certain that some genetic factors are concerned with the nutrition of the ovaries, and segregate in the second generation. Among others, those concerned with earliness and lateness act in this way.

The black plants make up three-sixteenths of the F_2 plants; and one-quarter, three-sixteenths, or three-quarters of several of the F_3 families. Since the pollen segregation into sound and half sterile occurs regularly in these black plants, they can properly be omitted in considering abortion of ovules. For the sake of completeness, the following table is however given.

Aborted ovules in distal halves of six pods. Black plants.

Pedigree number	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total plants	Percentage ab. ov.
LV-114	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	2	—
LV-436	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—
LV-486	1	5	4	1	4	3	2	2	1	1	—	24	21
LV-548	—	—	—	—	—	1	0	1	0	0	1	3	—

The many other black plants either did not flower, or dropped all their flowers, or did not set six pods.

Progenies of semi-sterile plants.—So much for the ovules of the progenies of the fertile F_2 parents. The progenies of the semi-sterile F_2 parents will now be considered.

Numbers of aborted ovules in the distal halves of six pods of the progenies of the F_2 semi-sterile plants. White plants only.

Pedigree number of parent	State of pollen	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Total plants	Av p. c. ab. ov.
LV-80	Normal	7	7	1	1	1	2	0	1	—	—	—	—	—	20	9
	Semi-sterile	—	—	2	3	1	2	2	3	2	0	0	0	1	16	31
LV-113	Normal	3	2	2	0	1	2	0	0	0	1	—	—	—	11	15
	Semi-sterile	—	—	—	—	—	3	1	1	3	3	1	—	—	12	41
LV-279	Normal	5	5	2	1	0	1	—	—	—	—	—	—	—	14	7
	Semi-sterile	—	—	—	—	—	2	1	3	1	2	3	—	—	12	43
LV-310	Normal	2	4	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	9
	Semi-sterile	—	—	1	0	0	0	1	1	5	0	2	—	—	10	42
LV-392	Normal	—	4	0	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	7	13
	Semi-sterile	—	—	—	—	1	1	1	2	1	—	—	—	—	6	34
LV-461	Normal	6	2	3	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	15	8
	Semi-sterile	—	—	1	2	0	1	5	0	2	—	—	—	—	11	30
LV-569	Normal	3	1	2	1	0	1	1	0	0	0	1	—	—	10	16
	Semi-sterile	—	—	—	—	2	2	4	2	2	3	1	1	—	17	39
Totals.	Normal	26	25	12	10	4	7	1	0	1	1	1	—	—	88	11
	Semi-sterile	—	—	4	5	4	11	15	12	16	8	7	1	1	84	37

Only 7 black plants produced pods; 3 with normal, and 4 with semi-sterile pollen.

Numbers of pods with no aborted ovules in the whole pod, out of six pods from each plant of the progenies of the semi-sterile second-generation parents.

Pedigree number of parent	State of pollen	0	1	2	3	4	5	6	Total plants	Average percentage of full pods
LV-80	Normal	8	5	3	3	0	0	1	20	22
	Semi-sterile	13	3	—	—	—	—	—	16	3
LV-113	Normal	4	1	1	2	1	0	2	11	38
	Semi-sterile	12	—	—	—	—	—	—	12	0
LV-279	Normal	—	1	3	3	5	2	—	14	55
	Semi-sterile	12	—	—	—	—	—	—	12	0
LV-310	Normal	1	2	4	2	0	2	—	11	43
	Semi-sterile	10	—	—	—	—	—	—	10	0
LV-392	Normal	1	3	3	—	—	—	—	7	21
	Semi-sterile	6	—	—	—	—	—	—	6	0
LV-461	Normal	3	1	4	3	4	—	—	15	38
	Semi-sterile	8	3	—	—	—	—	—	11	5
LV-569	Normal	2	2	0	2	2	0	2	10	47
	Semi-sterile	13	3	1	—	—	—	—	17	5
Totals.	Normal	19	15	18	15	12	4	5	88	38
	Semi-sterile	74	9	1	—	—	—	—	84	2

The distinction of normal and semi-sterile plants is well marked throughout these tables, especially in the numbers of full pods. The last table proves that plants which have half aborted pollen always have half their embryo-sacs aborted. The first of the two tables goes to show that plants with normal pollen always have normal embryo-sacs.

The ovules of the parents of four of these families are compared with those of their semi-sterile progeny in the following table.

Pedigree number of parent	Progeny		Parents	
	P. c. aborted ovules	P. c. full pods	P. c. aborted ovules	P. c. full pods
LV-279	43	0	48	0
LV-113	41	0	44	0
LV-80	31	3	37	0
LV-461	30	5	32	2

The agreement is complete, when we consider that they were grown in different years. This corroborates the evidence from the progenies of the fertile parents, that the differences in the percentages of aborted ovules in the ripe pods are due to the segregation of some genetic factors. So far as the evidence goes, and it goes far, all the plants with semi-sterile pollen abort half their embryo-sacs; and the percentages of seeds and undeveloped ovules in the mature pods are determined by the dropping of certain flowers and the lack of nutrition (in the widest sense of the word) in certain young pods.

To sum up:—In the third generation of the Lyon-Velvet cross, the plants with normal parents have normal progeny, and the plants with semi-sterile parents have progeny half normal and half semi-sterile in both pollen-grains and ovules. Neglecting the diploid generation, we may say: fertile haploid generations, after self-conjugation, remain all fertile; and half-abortive haploid generations, after conjugation, give equal numbers of fertile haploid families, and of half-abortive haploid families.

Fertelity in the Fourth and Fifth Generations.

Six families of fertile plants have been grown on a large scale in these generations. Hundreds of flowers and thousands of pods have been examined. All were fertile. Three of these are agricultural plants of value (Fig. 17). Their pedigree numbers are, in order of earliness,

VL-216-1-26-n, VL-297-11-12-n, and VL-515-27-38-n. The letter **n** denotes the cessation of pedigree culture, and the beginning of mass culture.

Fig. 17. Pods of three fifth-generation fertile lines from the Velvet by Lyon cross, grown for their agricultural value. Natural size.

Summary of Conditions of Pods.

	Numbers of plants	Numbers of pods	Percentage of aborted ovules	Percentage of full pods
	Fertile Plants			
V	1	427	13	49
L	1	446	13	37
Y	1	78	9	41
C	1	184	6	28
$(LV)_2$ Fertile plants	8	835	8	37
$(VY)_2$ Fertile plants	99	594	9	39
$(LV)_3$ from fertile F_2 parents	172	1032	11	32
$(LV)_3$ from semi-sterile F_2 parents	88	528	11	38
	Semi-sterile Plants			
VY	1	92	41	1
VC	8	50	41	0
$(LV)_2$ Semi-sterile plants	4	421	40	1
$(VY)_2$ Semi-sterile plants	70	420	42	1
$(LV)_3$ Semi-sterile plants	84	504	37	2

This table speaks for itself.

Working Hypothesis.

If **K** is a genetic factor present in the Velvet "bean", but not in the other three parent plants, where it is replaced by the similar factor **L**; and the presence of either **K** or **L**, but not both, is essential for the development of microspores into perfect pollen-grains, and of functional megaspores into perfect embryo-sacs; then the F_1 hybrid zygotes will have **KkLl** (read, **K** no-**K**, **L** no-**L**). Their microspores and their megaspores will be of four equal classes with regard to these factors, namely, **KL, Kl, kL,** and **kl.** The microspores and megaspores with **Kl** or with **kL** are respectively similar in this regard to those of the original parent plants of the cross: and will, ceteris paribus, develop into normal pollen-grains and embryo-sacs. The microspores or functional

megaspores with **KL** or **kl** will abort: those with **KL** because they have abnormally two factors instead of one; and those with **kl** because they lack an indispensable factor. The sperm gametes of the F_1 plants will then be **Kl** and **kL**, and the egg gametes also **Kl** and **kL**. The F_2 zygotes will be (I follow CASTLE's and STAKELBERG's notation) $K_2l_2 + k_2L_2 + 2\,KkLl$. The homozygotes have returned to the parents of the cross, and are henceforward constant. The heterozygotes resemble in these genetic factors the F_1 plants, and are semi-sterile. On self-fertilization, the same segregation occurs again. In these crosses, all the semi-sterile plants are heterozygous for two factors, and no plant is heterozygous for one of these factors alone; so that in time all the semi-sterile plants are eliminated, like any other heterozygotes under continued self-fertilization.

This hypothesis accounts for all the facts at present known. If we cross at random different fertile lines from the progeny of any semi-sterile plant or plants: then half the crosses should give all fertile progeny, since **Kl** is crossed with **Kl**, or **kL** with **kL**; and half the crosses should give all semi-sterile progeny, since **Kl** is crossed by **kL**, or **kL** by **Kl**. This crucial experiment remains to be performed.

I wish in concluding to express my thanks to B. F. Floyd, for independent estimations of pollen-grains and embryo-sacs; and to C. D. Gunn and C. W. Long, for careful work in counting seeds and examining flowers.

Literature Cited.

1. BATESON, W. Problems of Genetics. Yale University Press. P. 245. 1913.
2. BELLING, J. Second Generation of the Cross between Velvet and Lyon Beans. Report of Fla. Agr. Exp. Sta. for 1911. Pp. 82—103. 1912.
3. BORT, Mrs. K. S. The Florida Velvet Bean and its History. U.S. Dept. of Agr., Bur. of Plant Ind., Bul. 141, Pt. III. Pp. 25—32. 1909.
4. DETLEFSEN, J. The Fertility of Hybrids in a Mammalian Species-Cross. Am. Breed. Mag., Vol. III, No. 4. Pp. 261—265. 1912.
5. GEERTS, J. M. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Recueil des Trav. Bot. Néerl. Vol. 5. Pp. 93 ff. 1909.
6. GOODSPEED, T. H. On the Partial Sterility of Nicotiana Hybrids made with *N. sylvestris* as a Parent. Univ. of Calif. Pub. Bot. Vol. 5, No. 4. Pp. 189—198. 1913.
7. JESENKO, F. Sur un hybride fertile entre *Triticum sativum* et *Secale cereale*. Rap. IVe Conf. Internat. de Génétique. Pp. 301 ff. Paris. 1913.
8. JESENKO, F. Über Getreide-Speziesbastarde. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. Bd. 10. S. 311—326. 1913.

9. Juel, H. O. Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Die Tetradenteilung bei einer hybriden Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35. S. 638 ff. 1900.
10. Osawa, I. Cytological and Experimental Studies in Citrus. Jour. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo. Vol. 4, No. 2. Pp. 83—116. 1912.
11. Pearl, R. The Mode of Inheritance of Fecundity in the Domestic Fowl. Maine Agr. Exp. Sta. Report for 1912. P. 285. 1912.
12. Piper, C. V., and Tracy, S. M. The Florida Velvet Bean and Related Plants. U.S. Dept. of Agr., Bur. of Plant Indus., Bul. 179. 1910.
13. Rosenberg, O. Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 21. S. 110—119. 1903.
14. Rosenberg, O. Über die Tetradenteilung eines Drosera-Bastardes. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 22. S. 47—53. 1904.
15. Sutton, A. W. Experiments in Crossing a Wild Pea from Palestine with Commercial Peas. Rap. IVe Conf. Internat. de Génétique. Pp. 358 ff. Paris. 1913.
16. Tischler, G. Über Embryosack-Obliteration bei Bastardpflanzen. Bot. Centralbl. Beihefte, Bd. 15. S. 408—420. 1903.
17. Tischler, G. Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribeshybriden. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 42. S. 545 ff. 1906.
18. Tischler, G. Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryonia-Bastard. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 24. S. 83—96. 1906.

Kleinere Mitteilungen.

Fourth International Botanical Congress London 1915.

Der vierte internationale Botanische Kongreß wird in London von Samstag, dem 22. Mai bis Samstag, dem 29. Mai 1915 abgehalten werden. In einer der Hauptsitzungen soll das Thema „Artbildung" eingehend besprochen werden, es ist ferner geplant, eine eigene Sektion für Vererbungswissenschaft zu bilden.

5. Internationaler Kongreß für Vererbungs- und Züchtungsforschung.

Einem Beschluß des auf dem letzten Kongreß in Paris gewählten internationalen Ausschusses zufolge wird der nächste Kongreß im Jahre 1916 in Berlin abgehalten werden. Die Einladung nach Berlin ist ergangen von einem in Berlin zusammengetretenen „Engeren Ausschuß zur Vorbereitung des 5. internationalen Kongresses für Vererbungs- und Züchtungsforschung". Dem Ausschusse gehören an Wirkl. Geheimer Rat Dr. Thiel Exzellenz, Präsident der Deutschen Gartenbaugesellschaft, als Vorsitzender, sowie die Herren Geheimer Ober-Regierungsrat Dr. Boenisch und Gerichtsassessor Dr. Kniebe als Vertreter des Herrn Staatssekretärs des Innern, Geheimer Oberregierungsrat Ministerialdirektor Dr. Schröter und Geheimer Regierungsrat Dr. Oldenburg als Vertreter des Herrn Landwirtschaftsministers, Prof. Dr. Krüss als Vertreter des Herrn Kultusministers, Kammerherr v. Freier-Hoppenrade (Vorsitzender der Deutschen Landwirtschaftsgesellschaft), Ökonomierat Hösch (Vorsitzender der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde), L. Kühle (Vorstand der Gesellschaft zur Förderung Deutscher Pflanzenzucht), Geh. Regierungsrat Prof. Dr. v. Rümker und Prof. Dr. Baur. Der Kongreß soll Anfang September 1916 stattfinden. Geschäftsführer des Vorbereitungsausschusses sind die Herren Baur und v. Rümker.

Die Adresse des Ausschusses ist: Berlin N 4, Invalidenstraße 42, Kgl. Landwirtsch. Hochschule.

A

B

Plate I. Adult rosettes of *Lychnis dioica (A)* and *L. dioica angustifolia (B).* 30 cm rule included for comparison. Photographed by C. W. Palmer.

Plate II. Succession of leaves in typical *Lychnis dioica* (above) and in *L. dioica angustifolia*. The leaves of the two series are severally homologous, the first leaf at the left being a "climax"-leaf (i.e. the longest leaf) of the rosette; the second leaf is from the base of the stem, and the remaining leaves are from the successive nodes of one of the principal axes.

Shull: *Lychnis dioica*

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35
Schöneberger Ufer 12a

Wandtafeln zur Vererbungslehre

von **Prof. Dr. E. Baur** u. **Prof. Dr. R. Goldschmidt.** 6 botanische und 6 zoologische Tafeln umfassend. Format: 120 : 150 cm.

Die Tafeln werden einzeln abgegeben und auch serienweise — eine botanische und eine zoologische Serie.

Zoologische Serie: 6 Tafeln 70 Mk. — Einzelne Tafel 20 Mk.

Botanische Serie: 6 Tafeln 55 Mk. — Einzelne Tafel 15 Mk.

Beide Serien zusammen bezogen 120 Mk.

Textheft zu den Wandtafeln (in deutsch. u. engl. Sprache) 1 Mk.

Auch aufgezogen auf Leinwand mit Stäben sind die Tafeln zu haben; der Preis erhöht sich dann um 5 Mk. pro Tafel.

Ausführliche Prospekte kostenfrei

Einführung in die experimentelle Vererbungslehre

von **Professor Dr. phil. et med. Erwin Baur.** Mit 80 Textfiguren und 9 farb. Taf. Geh. 8 Mk. 50 Pfg., geb. in Ganzleinen 10 Mk.

Gruppenweise Artbildung

unter spezieller Berücksichtigung der Gattung Oenothera von **Dr. Hugo de Vries,** Professor der Botanik in Amsterdam. Mit 121 Textabbildungen und 22 farbigen Tafeln.

Geheftet 22 Mk., gebunden 24 Mk.

Arten und Varietäten

und ihre Entstehung durch Mutation. An der Universität von Kalifornien gehaltene Vorlesungen von **Dr. Hugo de Vries.** Ins Deutsche übertragen von Prof. Dr. H. Klebahn. Mit 53 Textabbildungen. Geheftet 16 Mk., gebunden 18 Mk.

Die Mutationen in der Erblichkeitslehre.

Vortrag, gehalten bei der Eröffnung der von William M. Rice gegründeten Universität zu Houston in Texas von **Dr. Hugo de Vries.** Professor der Botanik an der Universität in Amsterdam.

Geheftet 1 Mk. 60 Pfg.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Inhaltsverzeichnis von Bd. XII Heft 5

Abhandlungen Seite

Castle, W. E., Variation and Selection; a Reply . . . . . 257—264
Shull, G. H., Sex-limited inheritance in *Lychnis dioica* L. (mit Tafel 1 und 2) . . . . . 265—302
Belling, J., The Mode of Inheritance of Semi-Sterility in the Offspring of Certain Hybrid Plants . . . . . 303—342

Kleinere Mitteilungen

Internationaler Botanischer Kongreß London 1915 343
Internationaler Kongreß für Vererbungs- und Züchtungsforschung . 343

Titel und Inhalt von Band XII

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen von **Professor Dr. C. Correns.** Mit 9 Textabbildungen. Geheftet 1 Mk. 50 Pfg.

Die neuen Vererbungsgesetze von **Professor Dr. C. Correns.** Mit 12 z. T. farbigen Abbildungen. Zugleich zweite, ganz umgearbeitete Auflage der „Vererbungsgesetze". Geheftet 2 Mk.

Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts von **Professor Dr. C. Correns**-Münster und **Professor Dr. R. Goldschmidt**-München. Zwei Vorträge. Mit 55 Textabb. Geh. 5 Mk. 75 Pfg.

3 5185 00289 2